

SÉRIE A - N° 1554

N° D'ORDRE
2420

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri GALLIARD

PROFESSEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES SUR
LA REPRODUCTION DES RÉDUVIDÉS HÉMATOPHAGES
(RHODNIUS ET TRIATOMA).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **10** Mai 1935 devant la Commission d'examen

MM. M. CAULLERY.....	} <i>Président.</i>	
F. PICARD		} <i>Examineurs.</i>
J. MILLOT		

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, PARIS (6^e)

1935

SÉRIE A - N° 1554

N° D'ORDRE
2420

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri GALLIARD

PROFESSEUR AGRÉGÉ A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES SUR
LA REPRODUCTION DES RÉDUVIDÉS HÉMATOPHAGES
(RHODNIUS ET TRIATOMA).

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **10** Mai 1935 devant la Commission d'examen

MM. M. CAULLERY.....	<i>Président.</i>
F. PICARD	} <i>Examineurs.</i>
J. MILLOT	

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, PARIS (6^e)

1935

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

<i>Professeurs honoraires</i> ...	{	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.	AUGER.
		H. LEBESGUE.	GOURSAT.	BLAISE.
		A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
		A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
		Emile PICARD.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
		Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
				MOUTON.

PROFESSEURS

G. BERTRAND	T Chimie biologique.	A. DEBIERNE	T Radioactivité.
M. CAULLÉRY ...	T Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR	T Physique (P.C.N.).
G. URBAIN	T Chimie générale.	L. DUNOYER	Optique appliquée.
Emile BOREL ...	T Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND.	T Botanique (P.C.B.).
Jean PERRIN ...	T Chimie physique.	M. JAVILLIER	Chimie biologique.
H. ABRAHAM	T Physique.	L. JOLEAUD	Paléontologie.
E. CARTAN	T Géométrie supérieure.	ROBERT-LÉVY	Zoologie.
M. MOLLIARD	T Physiologie végétale.	F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE	T Physiologie générale.	Henri VILLAT ...	T Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	Ch. JACOB	T Géologie.
A. COTTON	T Recherches physiques.	P. PASCAL	T Chimie minérale.
J. DRACH	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	M. FRÉCHET	T Calcul des probabilités et Physique mathém.
Charles FABRY ..	T Enseignement de Physique.	E. ESCLANGON ...	T Astronomie.
Charles PÉREZ ..	T Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	T Chimie organique.
Léon BERTRAND..	T Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN	T Mécanique physique et expérimentale.
P. PORTIER	T Physiologie comparée.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides.
E. RABAUD	T Biologie expérimentale.	PAUTHENIER	Physique. (P.C.B.).
M. GUICHARD	Chimie minérale.	DE BROGLIE	T Théories physiques.
Paul MONTEL	T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
P. WINTREBERT ..	T Anatomie et histologie comparées.	P. JOB	Chimie générale.
L. BLARINGHEM ..	T Botanique.	LABROUSTE	Physique du Globe.
O. DUBOSQ	T Biologie maritime.	PRENANT	Zoologie.
G. JULIA	T Application de l'analyse à la Géométrie.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
C. MAUGUIN	T Minéralogie.	BOHN	Zoologie (P.C.B.).
A. MICHEL-LÉVY..	Pétrographie.	COMBES	Botanique.
H. BÉNARD	T Mécanique expérimentale des fluides.	GARNIER	Calcul différentiel.
A. DENJOY	T Calcul différentiel et calcul intégral.	PÉRÉS	Mécanique des fluides.
L. LUTAUD	T Géographie physique et géologie dynamique.	HACKSPILL	Chimie (P.C.B.).
Eugène BLOCH ...	T Physique théorique et physique céleste.	LAUGIER	Physiologie générale.
G. BRUHAT	Physique.	TOUSSAINT	Technique Aéronautique.
E. DARMOIS	Physique.	M. CURIE	Physique. (P.C.B.).
		G. RIBAUD	T Hautes températures.
		CHAZY	T Mécanique rationnelle.
		GAULT	Chimie (P.C.B.).
		CROZE	Physique.
		DUPONT	T Théories chimiques.
		LANQUINE	Géologie.
		VALIRON	Mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES
SUR LA REPRODUCTION
DES RÉDUVIDÉS HÉMATOPHAGES

(*RHODNIUS* et *TRIATOMA*)

*Avec un appendice concernant
les COAPTATIONS ALAIRES chez ces Hémiptères*

PAR

HENRI GALLIARD

Professeur agrégé à la Faculté de Médecine.

*Travail du Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris
Directeur : Professeur E. Brumpt*

INTRODUCTION

La découverte de *Trypanosoma cruzi* par Cruz et Chagas en 1909, dans le sang de l'homme et dans l'intestin des Triatomes, a été le point de départ de nombreuses études sur les Réduvidés hématophages. Avant cette date, les ouvrages de parasitologie et d'histoire naturelle médicale ne citaient guère que la réduve masquée, *Reduvius personatus*, comme pouvant s'attaquer à l'homme. Depuis cette importante découverte, que de chemin parcouru. Les travaux de systématique du savant danois Stal sont à l'ordre du jour, on cherche à identifier au moyen de ces diagnoses les espèces de triatomes principalement représentés en Amérique centrale et en Amérique du Sud, de nouvelles espèces sont décrites et des travaux importants sur la biologie, le rôle pathogène et la systématique de ces hémiptères sont publiés.

Nous n'avons pas étudié la systématique des triatomes, cela a déjà été fait par Neiva, Pinto, del Ponte, de façon magistrale. Il paraît impossible donc de trouver des caractères non découverts et de baser sur eux une classification nouvelle. Là n'était pas notre but. Si nous avons fait quelques études morphologiques, elles ont porté sur des points différents et non encore étudiés. Nous avons particulièrement étudié les œufs des triatomes et montré que les différentes espèces pouvaient se reconnaître facilement par la présence d'ornements variés et caractéristiques, et nos recherches morphologiques ont porté également sur les coaptations alaires. L'étude de l'appareil génital mâle et femelle a pris depuis quelques années une importance considérable dans la systématique des insectes. Certaines diagnoses ne peuvent pratiquement se faire que par l'étude de ces caractères. En ce qui concerne les triatomes, il est curieux de voir combien cette question a été peu étudiée. L'étude des ébauches de l'armature chez les nymphes femelles peut don-

ner également des renseignements intéressants. Au point de vue de l'anatomie des organes internes, les recherches de différents auteurs ont porté spécialement et presque uniquement sur les glandes salivaires et surtout le tube digestif, dans les diverses parties duquel se localisent les trypanosomes à tous leurs stades évolutifs. Il nous a semblé intéressant d'étudier les organes génitaux, mâles et femelles, du moins certaines parties, aux différentes époques de la vie des insectes, ainsi que l'influence de la température et de la nutrition sur le développement de ces organes.

Les recherches les plus complètes sont celles qui ont été faites sur les triatomes du genre *Rhodnius* (*R. prolixus* ou *R. pictipes*). C'est en effet un insecte extrêmement facile à élever, résistant aux conditions extérieures, se gorgeant sur n'importe quel animal ; il est très prolifique et se reproduit dans les conditions les plus défavorables. C'est donc un animal de choix pour l'expérimentation : on peut être certain que chaque femelle, par exemple, vivra et pondra pendant un temps suffisamment long pour que les observations soient valables. L'évolution complète est courte, le matériel, si l'on veut s'en donner la peine, est extrêmement abondant. On peut répéter les expériences et obtenir des résultats absolument comparables entre eux.

Il en va tout autrement pour les réduvidés du genre *Triatoma* et c'est ce qui explique que les différentes espèces aient été étudiées généralement de façon assez sommaire. Chaque individu se comporte très différemment. Certains adultes ne se nourrissent pas et meurent. D'autres se gorgent fréquemment et ne pondent jamais ; d'autres meurent sans raison apparente en pleine période d'activité ; souvent, la ponte se fait de façon très inégale. Parfois, dans des élevages déjà pauvres, il ne naît que des mâles, ou rien que des femelles. La fécondation est quelquefois très difficile à obtenir pour une espèce comme *T. vitticeps* et certaines années la perpétuité de l'espèce n'a pu être assurée que par un ou deux couples.

Enfin l'évolution complète de l'œuf à l'œuf est infiniment plus lente que pour *Rhodnius*. L'expérimentation devient plus compliquée et surtout plus longue ; il faut chaque fois s'assurer que les femelles sont capables de pondre normalement et qu'elles ont été fertilisées. Pour ne pas apporter que des résultats fragmentaires, il a été nécessaire de recommencer certaines expériences trois années de suite.

Grâce à cela, nous avons pu préciser quelques points de la biologie de quatre espèces de *Triatoma* et de *Rhodnius prolixus*, concernant principalement l'action de la température et de la nutrition sur la fécondation et la ponte et concernant aussi l'évolution des œufs à des températures variables.

Ces recherches ont été exécutées au laboratoire de parasitologie de la Faculté de Médecine de Paris. C'est à mon maître le professeur E. Brumpt que je dois l'idée de ce travail. Il m'en a fourni les moyens et le matériel qu'il a rapporté à chacun de ses voyages en Amérique du Sud, en particulier ses élevages de *Rhodnius prolixus*, qu'il entretient depuis 22 ans. Je lui en exprime ici ma profonde reconnaissance.

M. le professeur Caullery m'a fait l'honneur de bien vouloir accepter la présidence de cette thèse. Il m'a également prodigué ses encouragements et ses conseils. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma très vive gratitude.

Je tiens à remercier MM. les professeurs F. Picard et J. Millot d'avoir accepté de faire partie de mon jury d'examen.

Je remercie également Mme J. Kostitzine et Mlle A. Lapasset pour leur aimable collaboration.

I. — PARTIE MORPHOLOGIQUE

CHAPITRE I

POSITION SYSTÉMATIQUE ET CLASSIFICATION.

PROVENANCE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Les réduvidés hématophages, dont certaines espèces font l'objet de ces recherches, appartiennent à l'ordre des hémiptères, sous-classe des hétéroptères.

Stal, dans son travail intitulé : « Monographie der Gattung *Conorhinus* und verwandten » (1), a divisé ce groupe d'espèces assez homogène en un certain nombre de genres :

Conorhinus Laporte 1802.

Belminus Stal 1859.

Eratyrus Stal 1850.

Rhodnius Stal 1859.

Meccus Stal 1859.

Lamus Stal 1859.

Les principaux caractères du genre *Conorhinus* avaient déjà été bien établis par de Laporte en 1832, qui avait créé le genre *Triatoma*. C'est ce dernier nom qui devait subsister.

Belminus et *Lamus*, ainsi que le genre *Panstrongylus* établi en 1911 par Berg, sont également synonymes de *Triatoma*.

Les trois autres genres, *Eratyrus*, *Rhodnius*, *Meccus*, sont caractéristiques et doivent être maintenus.

On peut donc établir de façon suivante le tableau des genres de Réduvidés hématophages (2) :

(1) *Berliner Entom. Zeit.*, III, 1859, p. 102.

(2) Nous empruntons à F. Larousse (1927, p. 74) cette classification.

Famille : **Reduvidæ** StalSous-famille : **ACANTHASPINÆ** Stal

- I. (2). — Thorax armé d'épines sur le disque antérieur, angles postérieurs épineux ou très accusés *Eratyrus*
- II. (1). — Disque du thorax sans épines, angles postérieurs arrondis ou présentant une saillie obtuse
- III. (4). — Antennes près de l'apex de la tête, fémurs inermes, connexivum étroit en dessous .. *Rhodnius*
- IV. (5). — Antennes non insérées à l'apex de la tête, fémurs épineux en-dessous ; connexivum large.
- V. (6). — Corps en général glabre ; thorax peu rétréci ; connexivum peu dilaté *Triatoma*
- VI. (5). — Corps fortement pileux ; thorax très rétréci ; connexivum très large *Meccus*

Pinto, en 1928, a décrit la famille des *Triatomidæ* pour distinguer les réduvidés hématophages des réduvidés prédateurs ou phytophages. Il en donne la diagnose suivante :

Triatomidæ César Pinto (1926)

Hémiptères hétéroptères hématophages. Rostre toujours droit et triarticulé, reposant sous la face inférieure de la tête. Ocelles toujours présentes, placées derrière les yeux. Antennes triarticulées et insérées devant ou à côté des yeux, articles de largeur inégale, le premier et le deuxième de même grosseur, le troisième et le quatrième plus fins.

Il admet (1931) les genres *Triatoma* Laporte (1832), *Panstrongylus* Berg, *Eratyrus* Stal (1859), *Neotriatoma* Pinto (1931), *Rhodnius* Stal (1859), *Belminus* Stal (1859), *Adricomius* Distant (1903), *Linshcosteus* Distant (1904), *Eutriatoma* Pinto (1926).

César Pinto, également (1926), a proposé une classification en sous-familles, basée sur les caractères des nervures des ailes.

TRIATOMINÆ Pinto

Corie présentant trois nervures longitudinales délimitant quatre cellules ; la seconde est bien développée. Membrane avec trois cellules, la première à peine ébauchée. Ocelles implantées sur des tubercules post-oculaires.

RHODNIINÆ Pinto

Corie présentant trois nervures longitudinales ; la seconde est très réduite. Elles délimitent quatre cellules, la seconde est de surface également très réduite. Membrane avec cinq nervures longitudinales qui délimitent quatre cellules, la seconde assez réduite.

L'implantation des ocelles se fait sur des tubercules saillants.

Provenance des espèces étudiés

Seules, les espèces appartenant aux genres *Triatoma* et *Rhodnius* ont été étudiées par nous.

Genre *Triatoma* Laporte 1832

Diagnose. — Réduvidé à corps glabre, tête allongée conique ou cylindrique, à partie préoculaire plus longue que la partie post-oculaire ; insertion des antennes distinctes des yeux ; antennes deux fois plus longues que la tête ; ocelles présentes ; thorax non ou à peine étranglé ; scutellum inerme ; pattes assez grêles ; fémurs antérieurs à peine plus gros ou aussi gros que les postérieurs.

Ce genre comprend 60 espèces environ. Le catalogue descriptif a été divisé en deux parties : *a*) espèces néotropicales ; *b*) espèces non-néotropicales. Mais, comme le fait remarquer Del Ponte (1930), c'est une division artificielle, car une même espèce peut se rencontrer à des latitudes différentes, en plusieurs provinces.

La plupart de ces espèces sont américaines ; une est cosmopolite (*T. rubrofasciata*), deux sont africaines, une se rencontre à Java.

1. — *TRIATOMA RUBROVARIA* EM. BLANCHARD (1843)Syn. *Conorhinus rubrovarius* Blanchard 1843*Conorhinus rubroniger* Stal 1872*Distribution géographique* : Java, Uruguay, Brésil.*Provenance*. — Les exemplaires que nous avons étudiés ont été récoltés par le Prof. Brumpt aux environs de Carmen (département de Durazno), Uruguay, en 1928 (n° 683-687, VIII, E. Brumpt). L'espèce en est à sa septième génération.2. — *TRIATOMA VITTICEPS* STAL (1859)Syn. *Conorhinus vitticeps* Stal 1859*Distribution géographique* : Brésil (Etat de Espirito-Santo, de Rio, et district fédéral).*Provenance du matériel*. — Les spécimens étudiés par nous ont été apportés au Laboratoire par le Docteur Horta, en 1931. Nous avons obtenu depuis trois générations.3. — *TRIATOMA DIMIDIATA* LATR. (1811)Syn. *Reduvius dimidiatus* Latr.*Distribution géographique* : Costa-Rica, Guayaquil, Mexico, Honduras, Guatémala, Nicaragua, Panama, Vénézuéla, Equateur, et Pérou.*Provenance du matériel*. — L'élevage du Laboratoire provient du Mexique (Vera-Cruz, 487/XV, et Yucatan, 488/XV, spécimens récoltés en 1932, par le P^r Brumpt).4. — *TRIATOMA PROTRACTA* ULHER (1894)*Distribution géographique* : Etats-Unis, de l'Utah à la Californie.*Provenance du matériel*. — La souche étudiée par nous provient de San-José, Californie (nids de *Neotoma fuscipes*), et a été récoltée, en 1932, par le Prof. Brumpt (597-600/XV).**Genre *Rhodnius* Stal 1859***Diagnose*. — Tête pas plus longue que le thorax, cylindrique. Rostre grêle, les articles 1 et 3 sont courts et égaux, le 2, trois ou

quatre fois plus long. Les antennes, à peine le double de la longueur de la tête ; article basal court, atteignant à peine l'extrémité apicale de la tête, inséré contre l'apex. Présence d'ocelles. Thorax à peine rétréci, caréné sur les deux marges. Scutellum impressionné sur le disque, très rétréci en-dessous, grêles, fémurs inermes (Stal).

Ce genre contient sept espèces, localisées en Amérique du Sud, et tout à fait au Sud de l'Amérique Centrale, entre le 13° degré de longitude Nord et le 25° degré de longitude Sud ; leur plus grande fréquence est entre le 5° degré de longitude Sud et le 10° degré de longitude Nord (Nord du Brésil, Guyanes, Vénézuéla, Colombie).

RHODNIUS PROLIXUS STAL (1859)

Distribution géographique : Brésil septentrional, Vénézuéla, Panama, San-Salvador.

Provenance du matériel. — Le matériel que nous avons utilisé est un élevage envoyé au Prof. Brumpt, en 1913, par le D^r Gonzales Lugo et entretenu depuis au Laboratoire de Parasitologie de la Faculté de médecine. L'élevage en est actuellement à sa 43^e génération.

CHAPITRE II

ARMATURE GENITALE DES NYMPHES ET DES FEMELLES DE TRIATOMES

L'armature génitale (Lacaze-Duthiers) ou armature copulative (L. Dufour) est constituée par l'ensemble des organes génitaux externes.

Elle est formée par les derniers urites différenciés et portant des appendices de structure variable. C'est l'organe d'accouplement chez le mâle, destiné à maintenir la femelle et à introduire le canal éjaculateur guidé par un pénis, un organe intromittent quelconque. Chez la femelle l'armature, en ce qui concerne les insectes faisant l'objet de cette étude, sert à la ponte.

On sait toute l'importance que présente cette armature au point de vue systématique, étant donné que cette structure est absolument invariable pour une espèce déterminée.

L'armature génitale des hémiptères a fait l'objet d'un très grand nombre de travaux : Dufour (1833), Lacaze-Duthiers (1853), Sharp (1890), Peytoureau (1895), Berlese (1898), Newell (1918), Kershaw (1918), Hungerford (1919), Crampton (1920), R. Despax (1922), Kershaw et Muir (1922). R. Poisson (1924) a fait une étude d'ensemble de l'armature mâle des hémiptères aquatiques.

En ce qui concerne les hémiptères hématophages, c'est surtout *Cimex* qui a été étudié à ce point de vue, en particulier par Landois (1868-1869), Patton et Cragg (1922), Rothschild (1912), Hay Murray (1914), Hase (1917). L'étude la plus complète est celle de Rothschild, qui l'a faite dans un but de systématique. La question a été reprise par Christophers et Cragg en 1921, qui ont montré que les homologues des différentes pièces de l'armature de *Cimex* avec celle des autres hémiptères n'avait pas été établie de façon suffisante.

En 1925, Sing-Pruthi a repris l'étude complète des hémiptères mâles (hétéroptères et homoptères).

I. ABDOMEN DES TRIATOMES ADULTES

Il est en général assez difficile de compter le nombre exact des segments abdominaux des hémiptères. Chez certains des hémiptères aquatiques, la majorité des auteurs reconnaît neuf urites. L'étude des larves âgées et des adultes montre qu'il existe un premier segment abdominal réduit à un mince bourrelet tergal accolé au métathorax. Aussi Verhoeff (1894), Peytoureau (1895), Poisson (1924), etc..., admettent l'existence de 10 urites abdominaux parfaitement reconnaissables chez les mâles de tous les hémiptères aquatiques. Il y a donc 7 segments abdominaux indépendants et 3 segments génitaux, qui entrent dans la constitution de l'armature génitale.

Chez *Cimex lectularius*, on a l'habitude de compter 6 segments abdominaux, les 7^e, 8^e et 9^e constituant l'armature. Christophers et Cragg (1921) ont montré que le segment 1 des classiques était en réalité le 2^e. Il en existe un premier, mais qui est peu apparent. Son sternite n'existe pas, mais son tergite est une portion du 2^e tergite (premier des auteurs), isolée par un épaississement très net. Christophers et Cragg appuient leur conviction sur les faits suivants : le segment qui est considéré comme le 8^e est en réalité le 7^e, car il porte sur sa face ventrale une paire de stigmates. Les segments suivants n'en portent pas. Or, chez la plupart des insectes, la dernière paire de stigmates se trouve sur le 8^e segment, sauf chez les lépidoptères et les diptères qui la portent sur le 7^e.

Ainsi les hémiptères du genre *Cimex* présentent bien 10 segments, les trois derniers constituant l'armature génitale.

Chez les triatomes mâles ou femelles, l'abdomen est constitué par 6 segments apparents, le 7^e étant déjà différencié, en particulier chez la femelle. Ces 6 segments portent une paire de stigmates apparents. N'y a-t-il pas en réalité 7 et non 6 urites pré-génitaux comme chez certains autres hémiptères et *Cimex* en particulier ?

Lorsque l'on étudie le premier segment apparent, on constate que, vu sur sa face ventrale, il est fortement échancré de chaque côté de la ligne médiane, sur son bord proximal, qui s'articule avec le métathorax. Comme chez *Cimex*, il semble donc bien que ce premier segment ne présente pas de sternite visible (fig. 1, B).

Vu par la face dorsale, on voit que le premier tergite présente en sa partie médiane et postérieure une sorte de dépression quadran-

gulaire limitée par un bourrelet très net. Au-dessus, à la partie tout à fait antérieure de l'urite se trouve une surface triangulaire ayant pour base le bord proximal du premier tergite et dont le sommet vient faire un saillant dans la dépression postérieure. Ceci

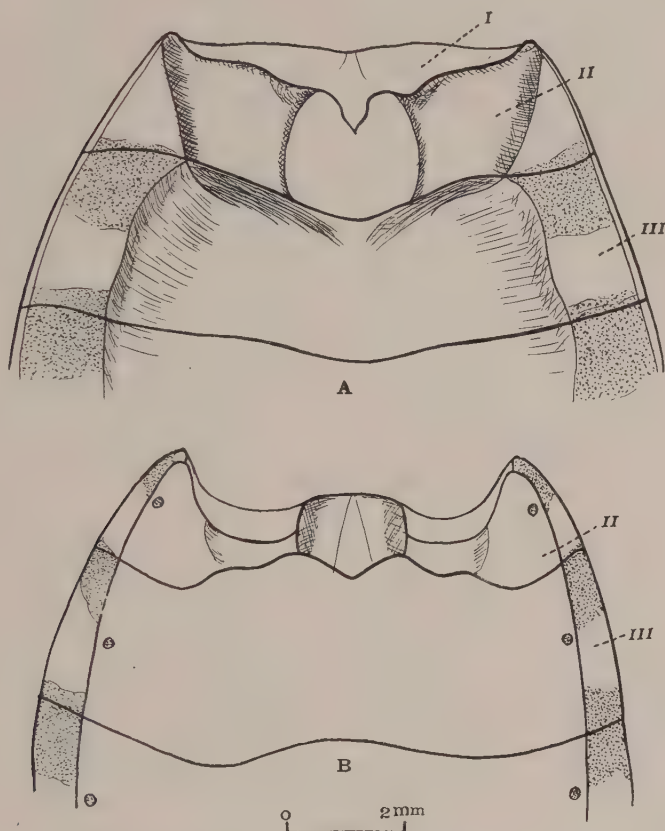


FIG. 1. — Partie antérieure de l'abdomen de *Triatoma vitticeps* femelle. A, face dorsale ; B, face ventrale. Le premier segment vrai (I) n'est visible que sur la face dorsale.

n'est visible que lorsque l'on enlève le thorax. Cette dépression correspond à un tergite (fig. 1, A).

Par analogie avec certains hémiptères et en particulier avec *Cimex*, nous admettrons donc que le premier urite apparent n'est en réalité que le deuxième et que l'abdomen des triatomes présente 10 segments ou urites.

II. ABDOMEN ET ÉBAUCHES DE L'ARMATURE GÉNITALE DES NYMPHES

Chez ces hémiptères, la forme larvaire au cinquième stade est appelée la nymphe. Nous ne pouvons faire une étude morphologique détaillée des larves à leurs différents stades, mais la nymphe permet de reconnaître les ébauches de certains caractères de l'adulte.

Chez la nymphe, vivante surtout, on voit très nettement sur la face dorsale le tergite du premier segment vrai. Il y a 9 urites visibles, le 10° constituant le tube anal. Sur la face ventrale, on voit nettement aussi les 9 premiers sternites, le 10° formant également la gaine entourant l'anus. Sur cette face ventrale, nous trouvons les caractères un peu analogues à ceux décrits par Christophers et Cragg chez la nymphe de *Cimex lectularius*. Chez cet hémiptère, la face ventrale n'est pas chitinisée, mais il y a sur les 7°, 8° et 9° segments des plaques chitineuses médianes très visibles après traitement de la dépouille nymphale par la potasse. Ces plaques existent bien chez la nymphe des triatomes sur les mêmes segments.

Ce qui de plus confirme l'existence d'un premier segment réel, c'est la présence d'un stigmate respiratoire sur le 8° sternite réel.

Christophers et Cragg ont montré que l'on pouvait distinguer les nymphes mâles des nymphes femelles de *Cimex* par l'aspect et la structure des plaques chitineuses des sternites des 7°, 8° et 9° segments. Chez la femelle, la plaque du 8° sternite montre à sa partie postérieure une encoche médiane de chaque côté de laquelle la chitine se différencie, ébauchant ainsi les gonapophyses antérieures. La plaque du 9° sternite, toute proche de celle du 10°, est constituée par deux portions latérales triangulaires séparées par une zone lisse de chitine ; cette zone centrale présente de chaque côté de la ligne médiane une tache pâle, circulaire ou ovale : ce sont les ébauches des gonapophyses du 9° segment.

Chez le mâle, la plaque du 8° segment n'est marquée d'aucune encoche. La 9° est entière, mais son bord postérieur est séparé du 10° segment par un complexe chitineux d'un caractère particulier.

Les nymphes mâles de triatomes présentent également trois larges plaques chitineuses très visibles sur les 7°, 8° et 9° sternites. Celle du 7° est triangulaire, à base très élargie occupant toute la surface de la moitié postérieure du sternite et directement appliquée contre son bord. Son sommet tronqué arrive à peu près sur la ligne médiane au milieu du sternite. Le 8° sternite est beaucoup plus réduit que le 7°. La plaque chitineuse en occupe toute la surface, sauf sur les bords ; elle est trapézoïde, son petit côté dirigé

en avant au contact du bord postérieur de la plaque du 7^e sternite.
Le 9^e sternite a toute sa surface occupée par la plaque chitineuse,

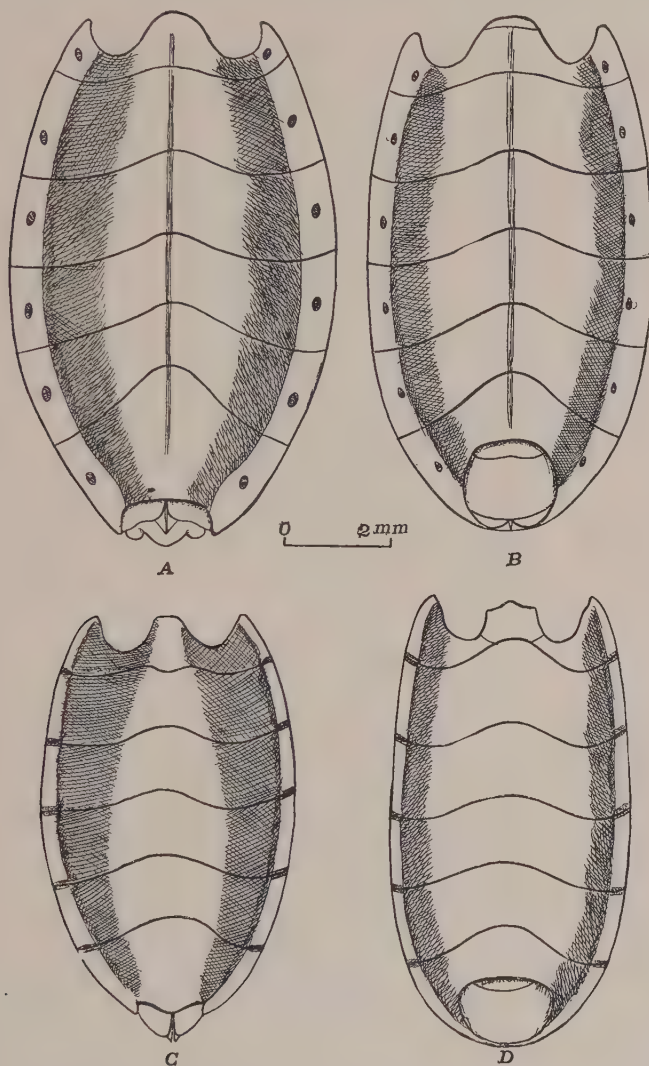


FIG. 2. — Face ventrale de l'abdomen de *Rhodnius prolixus* et *Triatoma protracta*. A, *R. prolixus* femelle ; B, *R. prolixus* mâle ; C, *T. protracta* femelle ; D, *T. protracta* mâle. (En C et D, les stigmates n'ont pas été figurés).

qui va du bord antérieur au bord postérieur. Celui-ci semble présenter un lobe de chaque côté de la ligne médiane. En réalité, sa

face se recourbe pour former une sorte de dépression. Dans le fond de cette dépression, on trouve deux petites taches de chitine de chaque côté de la ligne médiane correspondant à ce que Christophers

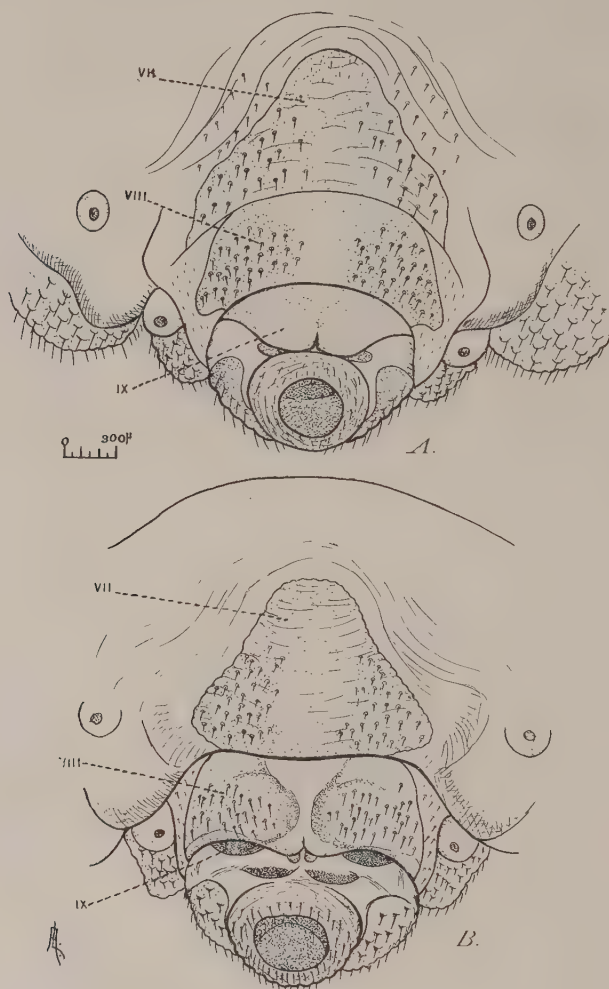


FIG. 3. — Extrémité postérieure de l'abdomen (face ventrale) de la nymphe de *Triatoma dimidiata* (7°, 8° et 9° sternites)-; A, mâle ; B, femelle.

et Cragg ont appelé « the chitinous rudiment of the genital apparatus », chez *Cimex* (fig. 3, A).

Les nymphes femelles présentent bien également les trois plaques chitineuses sur les 7°, 8° et 9° sternites. Mais la plaque du

7^e sternite est moins développée que chez le mâle ; elle est triangulaire, à base postérieure, à sommet tronqué, cependant sa base ne s'étale pas sur toute la surface postérieure du tergite, ses bords latéraux sont presque rectilignes comparativement à ceux du mâle.

La plaque du 8^e sternite ne présente pas, comme chez le *Cimex*, une encoche. En réalité, elle est formée de trois parties, deux latérales épaisses portant des tubérosités avec des poils, et une partie centrale déprimée, creuse, dont la chitine est beaucoup plus mince. Cette partie centrale étranglée en son milieu a un peu l'aspect d'un sablier, et donne l'impression d'une encoche antérieure et postérieure ; de plus, elle est dépourvue de ces tubercules pili-

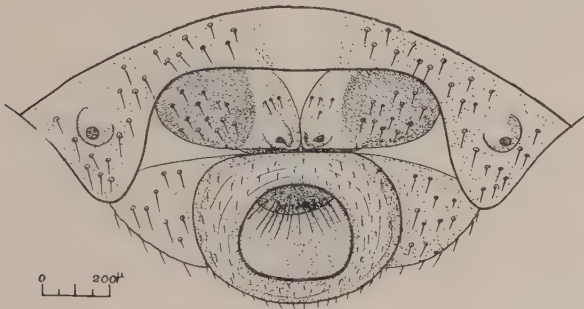


FIG. 4. — Nymph mâle de *Rhodnius prolixus* (8^e et 9^e sternites).

fers qui caractérisent les parties latérales. Cette séparation en deux parties de la plaque du 8^e segment est d'ailleurs l'ébauche de ce que l'on voit chez la femelle adulte, où le 8^e tergite est complètement divisé en deux (fig. 3, B).

Chez la femelle, la plaque du 9^e sternite est totalement divisée, les deux parties sont largement séparées l'une de l'autre et pour les voir il faut les chercher dans une sorte de dépression qui se forme à la limite des sternites. Leur surface est en effet orientée directement vers la partie postérieure, au lieu de la face ventrale comme chez le mâle. Elles sont allongées, en forme de virgule, leur grand axe dirigé en dehors et en bas. Elles correspondent donc tout à fait à ce qui a été décrit chez *Cimex lectularius*. Elles présentent également à leur extrémité interne deux sortes d'appendices ou plutôt d'ébauches d'appendices, homologue peut-être de ce que Christophers et Cragg ont considéré comme les futures gonapophyses internes du 9^e segment. En fait, il est difficile, chez les triatomes, de dire si ces formations dépendent du 9^e segment ou si

elles sont rattachées aux ébauches chitineuses de l'armature génitale auxquelles elles sont également contiguës (fig. 5, B, *b*).

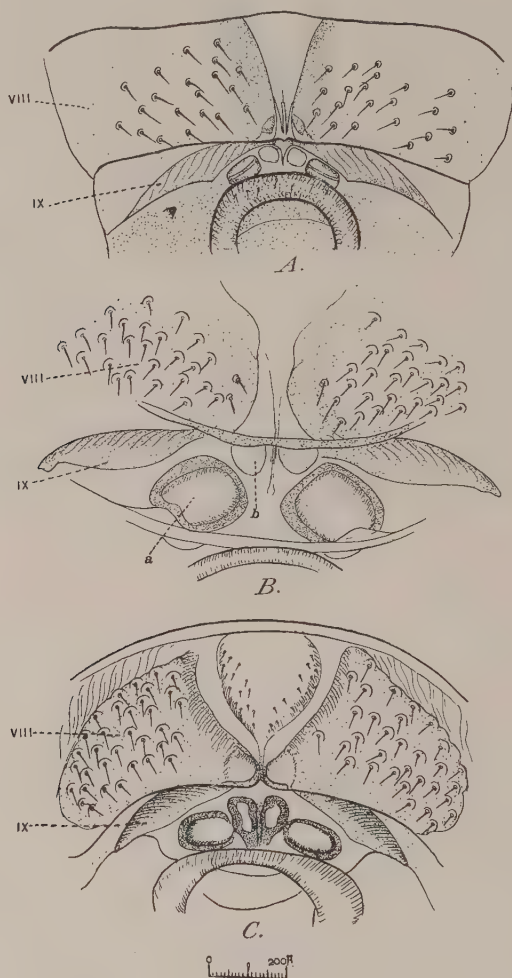


FIG. 5. — 8^e et 9^e sternites des nymphes femelles de triatomines. A, *T. protracta* ; B, *T. dimidiata* ; C, *R. prolixus* ; *a*, gonapophyse postérieure ; *b*, gonapophyse interne.

Plus en arrière encore, mais un peu plus visibles, on trouve comme chez le mâle, deux petites plaques chitineuses arrondies, mais plus rapprochées de la ligne médiane que les plaques du 9^e

sternite. Ce sont les ébauches chitineuses des gonapophyses externes ou postérieures (fig. 5, B, α).

Il y a certainement des différences suivant le genre même de l'espèce de triatomes considérée. Ainsi *Rhodnius* s'écarte d'une façon appréciable du type ci-dessus décrit. Chez le mâle, les plaques chitineuses des 7^e, 8^e et 9^e segment existent bien. Mais celle du 7^e est à peine visible et semble formée de trois parties : une bandelette médiane lisse, dépourvue de tubercules, étroite, s'avancant du bord postérieur du segment jusqu'à son milieu ; deux parties latérales triangulaires, très étroites également, recouvertes de tubercules d'insertion des poils, comme leurs homologues des autres espèces. Le 8^e segment est en forme de croissant enserrant le 9^e dans sa concavité. Il présente une plage centrale à peine différenciée et glabre. La 9^e est surtout épaissie à son bord antérieur sous forme d'une bande transversale longue et étroite. La dépression profonde qui lui fait suite généralement et sépare ce sternite du suivant, n'existe pour ainsi dire pas. Et on retrouve à peine les traces de ces taches ovalaires représentant les ébauches des pièces de l'armature et qui sont si nettes chez les autres triatomes. Mais chez le *Rhodnius* mâle, il est difficile de dire où finit exactement le sternite et ces formations semblent aussi bien adhérentes à son bord que correspondre aux futures gonapophyses du 9^e sternite. Dans ce cas, les ébauches de l'armature feraient complètement défaut (fig. 4).

Chez la nymphe femelle de *R. prolixus*, le 8^e segment rappelle beaucoup celui du mâle, en ce sens que les deux plaques latérales se rejoignent au bord postérieur, séparées par une zone médiane triangulaire à sommet postérieur. Mais au lieu d'être libre, elle est occupée, chez la femelle, par un épaississement très légèrement chitineux, recouvert sur les bords par des poils très grêles et courts. L'extrémité interne des plaques latérales présente comme chez le mâle un appendice très net (fig. 5, C).

Le 9^e tergite rappelle celui de *T. dimidiata*, mais les soi-disant gonapophyses sont plus postérieures et sont placées entre les deux gonapophyses postérieures et semblent y adhérer.

Chez *T. protracta*, la structure du 8^e sternite semble encore plus complexe. En plus des deux protubérances internes on voit que la zone centrale non chitineuse présente en plus une extrémité postérieure bifide (fig. 5, A).

III. ARMATURE GÉNITALE FEMELLE

Le nombre des urites abdominaux est en général de onze chez les insectes. L'anus s'ouvre dans le dernier anneau, entre le 11° tergite et le 11° sternite. L'orifice génital s'ouvre entre le 8° et le 9° urite, en avant de l'armature qui est constituée par les pièces chitineuses dépendant du 9° urite. Il y a donc trois urites entre l'anus et la vulve.

Le nombre des urites visibles extérieurement est parfois inférieur à onze, c'est alors le résultat de soudures entre certains d'entre eux ou d'une invagination dans l'abdomen, le segment pouvant être totalement rétracté ou simplement par sa partie ventrale.

L'armature génitale est donnée par un sternite variable suivant le nombre des anneaux de l'abdomen, mais elle se développe tout entière aux dépens d'un seul (Lacaze-Duthiers).

En principe, l'armature génitale est constituée par trois paires d'appendices, une paire ventrale provenant du 8° segment, une paire interne provenant des gonapophyses internes du 9° segment et une paire d'appendices dorsaux provenant des gonapophyses externes du 9° segment.

Chez les triatomes, si l'on admet que le 1^{er} segment apparent est en réalité le 2°, le segment prégénital est donc le 7°. C'est le plus développé. Le 8°, au contraire, est extrêmement modifié. Le tergite est étroit, en forme de trapèze ; c'est à son niveau que s'interrompt le connexivum chez la femelle alors que chez le mâle il est absolument continu.

A ce 8° tergite fait suite le 9° qui, soudé au 10°, termine l'extrémité postérieure du corps (cauda). On voit également que, suivant les espèces, cette cauda est assez différente, en forme de demi-cône chez *T. dimidiata*, plus ou moins échancrée sur ses bords, semblant présenter un véritable aileron de chaque côté (*T. infestans*, *T. rubrovaria*). La pointe est plus mousse chez *T. vitticeps*. On voit également la différence qu'il y a entre cette espèce et *T. chagasi* (1), qui présente une série de tubercules latéraux très marqués. Le 9° tergite de *T. protracta* montre une extrémité postérieure tronquée presque cylindrique (fig. 6, 7, 8).

L'aspect de l'extrémité postérieure vue dorsalement de *Rhodnius* est absolument différent : on ne voit, en effet, que le 8° tergite et une faible partie du 9°. Vue de profil, toute l'armature génitale a

(1) Voir au chapitre concernant les œufs des triatomes la question de *T. chagasi* et *T. vitticeps*.

l'air rabattue sur la face ventrale, le tergite est dirigé perpendiculairement par rapport à la face dorsale (fig. 6, c). Chez les triatomés, le 9^e tergite continue la courbe du dos, de sorte que l'extrémité postérieure du corps, vue de profil, semble cônique (fig. 7, c).

Chez *T. protracta*, c'est l'inverse qui se produit, l'ensemble des segments génitaux est relevé dorsalement, le 9^e tergite fait un angle obtu avec le 8^e tergite (fig. 6, F).

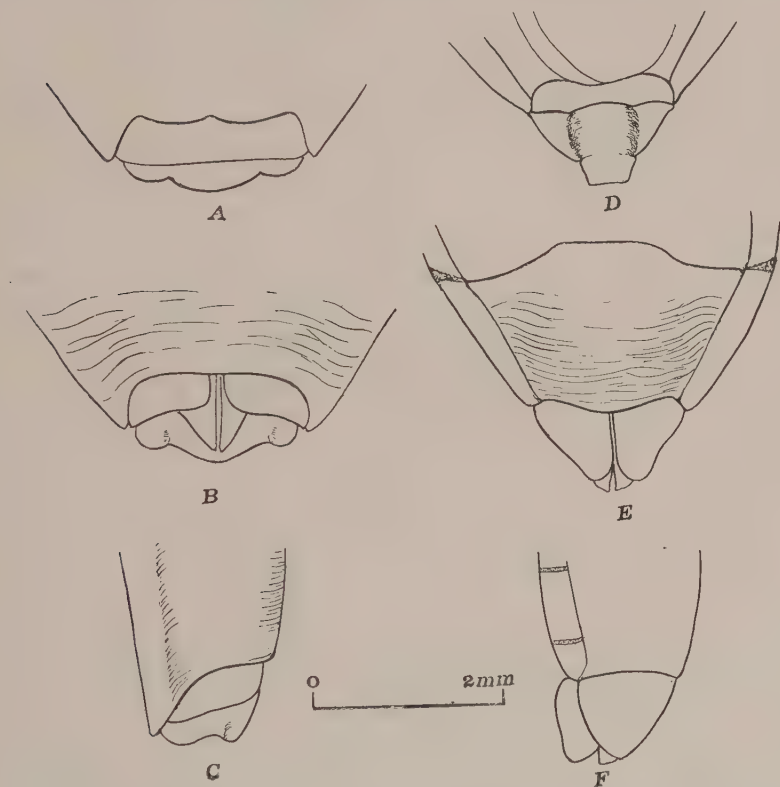


FIG. 6. — Armature génitale des triatomés femelles. A, *R. prolixus*, face dorsale ; B, face ventrale ; C, vue de profil (le connexivum est à gauche) ; D, *T. protracta*, face dorsale ; E, face ventrale ; F, vue de profil.

Huitième sternite

C'est, comme d'habitude, sur les sternites, que porte la différenciation.

Le 8^e sternite est divisé en son milieu. Les deux plaques latérales sont plus ou moins visibles et ont une forme variable. Ainsi, chez

T. vitticeps, elles sont triangulaires, à pointe postérieure, et largement séparées l'une de l'autre ; chez *T. protracta*, au contraire, les

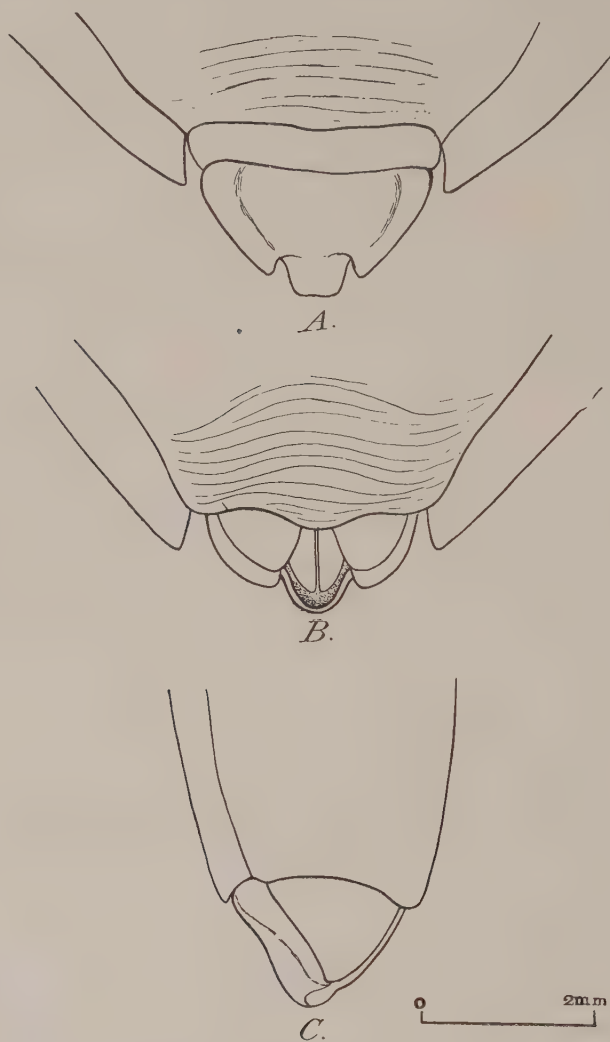


FIG. 7. — Armature génitale de *Triatoma vitticeps* femelle. A, face dorsale ; B, face ventrale ; C, vue de profil (le connexivum est à gauche).

plaques sont deux triangles allongés à bords internes parallèles et presque contigus. Chez *Rhodnius*, ce sont deux plaques quadrangulaires présentant un bord postérieur, au lieu d'un angle, parallèle

au bord du 7^e sternite. Ce bord est, d'ailleurs, fortement excavé pour recevoir l'armature génitale, alors qu'il est peu convexe dans le genre *Triatoma*.

Chez *Cimex*, chaque partie latérale de ce 8^e sternite est divisée elle-même en deux portions, la portion externe entrant en connexion avec le tergite et portant le 8^e orifice stigmatique. Extérieu-

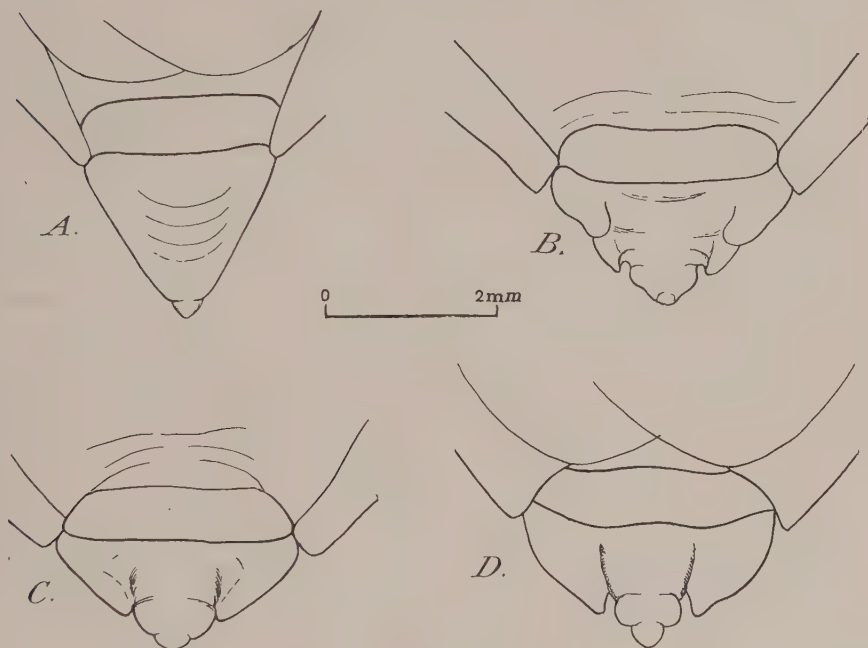


FIG. 8. — Armature génitale des triatomines femelles, 7^e, 8^e et 9^e segments (face dorsale). A, *T. dimidiata*; B, *T. chagasi*; C, *T. rubrovaria*; D, *T. infestans*.

rement, ces plaques sont étroitement appliquées au tergite dans l'intervention d'une membrane pleurale et contribuent à former la bordure tranchante de l'abdomen. Ces plaques semblent indubitablement l'homologue de la pièce connective du 8^e sternite de la plupart des hétéroptères, où se trouve habituellement la 8^e paire de stigmates. Les portions médianes de ce sternite ont été appelées, par Rothschild, les plaques admédianes. Elles sont entièrement séparées par un profond sillon et une membrane mince les unes des autres et des pièces latérales. Elles sont quadrangulaires, le bord postérieur, qui est mince et arrondi, recouvrant les portions latérales du segment suivant. Chez les réduvidés, la plaque est unique, elle s'étend dorsalement jusqu'au contact de son tergite. Elle est

fortement chitineuse et présente, dans sa partie externe, peu chitinisée, un stigmate, mais qui est difficile à voir : c'est un simple orifice sans aucune différenciation ni aucun épaissement, où débouche la trachée.

A leur partie interne, sur la ligne médiane, les deux plaques ne viennent pas en contact absolu. Elles recouvrent en partie deux pièces plus ou moins triangulaires dont les sommets dépassent leur bord postérieur et dont les côtés internes sont en contact l'un avec l'autre de façon à fermer la fente médiane. Elles sont renforcées par deux côtes chitineuses qui, partant de leur sommet, viennent se se fixer à la partie postérieure du 8^e sternite. Elles recouvrent directement la vulve qui est donc située entre le 8^e et le 9^e sternite (fig. 9, A).

Ces deux plaques ne sont donc pas indépendantes. Représentent-elles les gonapophyses antérieures ou *valvulae inferiores*, visibles chez *Cimex* sous forme de deux appendices jaillissant du bord interne des plaques admédianes, ayant à peu près la forme de deux quartiers d'orange ? Ou font-elles partie du sternite lui-même et sont-elles l'homologue des plaques admédianes de Rothschild ? Si ce sont bien les plaques internes du sternite, les appendices ou gonapophyses du 8^e sternite manqueraient complètement.

Neuvième sternite

Le 9^e sternite, dans le genre *Triatoma*, est extrêmement différencié, car on peut lui rapporter deux paires d'appendices fortement chitinisés et développés, qui sont nettement apparents sans dissection et contribuent à former le contour postérieur du corps ou cauda (fig. 9, C).

Si nous prenons *T. vitticeps* comme exemple, nous constatons que les deux appendices ventraux sont triangulaires. Ils sont concaves vers la face ventrale et leur bordure externe est épaissie et fortement chitinisée. Elles envoient leur prolongement vers la face dorsale, sorte de pont chitineux qui les rattache au 9^e tergite. Leur extrémité postérieure, le sommet du triangle se recourbe pour former une dent.

Leur forme ne varie guère suivant les espèces, sauf peut-être en ce qui concerne *Rhodnius prolixus*. Ici l'appendice, au lieu d'être implanté sur un côté du triangle, a une forme ovale et est fixé par une des extrémités. Il est fortement chitinisé sur ses deux bords, la partie centrale est presque membraneuse. L'ensemble offre l'aspect d'une pince de homard.

En arrière de ces gonapophyses, se trouvent deux autres expan-

sions chitineuses se présentant sous la même forme et qui semblent moulées sur elles. Elles sont en général cachées et pour les voir il faut écarter ou rabattre les gonapophyses. Elles sont concaves ven-

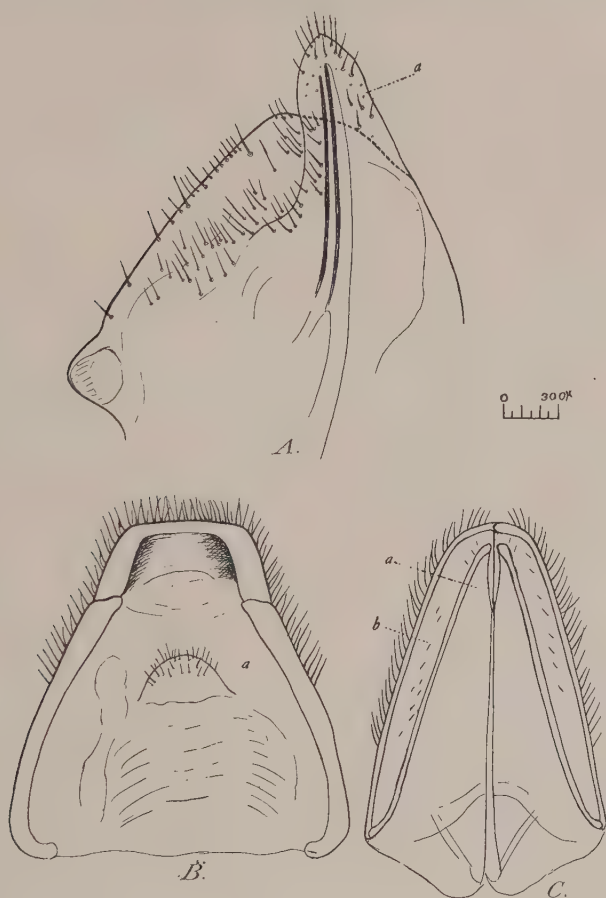


FIG. 9. — Armature génitale de *Triatoma dimidiata*. A, face dorsale du 8^e sternite avec sa plaque interne (gonapophyse antérieure ?) ; B, face ventrale du 9^e et 10^e tergites soudés ; C, face ventrale du 9^e sternite avec a, gonapophyse interne et b, gonapophyse postérieure.

tralement et sont plus intimement liées l'une à l'autre ; elles sont aussi d'un type plus uniforme que les autres. Dépendent-elles du 9^e sternite et représentent-elles les gonapophyses externes ? Elles semblent en effet contracter des connexions assez intimes avec les gonapophyses internes.

En arrière de ces deux paires d'appendices, on ne trouve pas trace du 10° sternite. On tombe sur une dépression profonde limitée dorsalement par la face ventrale du 9° tergite, qui est large à sa base et présente en général un rétrécissement au voisinage de l'apex, de la cauda. Après passage dans la potasse, on voit à l'extrémité un petit anneau semblant plus chitinisé que le reste et pouvant être considéré comme le 10° tergite. Les 9° et 10° tergites constituent la gouttière protectrice de l'armature génitale et tout contre la face ventrale de cette gouttière débouche l'intestin, qui chez la femelle est un tube membraneux, délicat, difficilement visible, et dont l'extrémité n'atteint pas à l'état de repos l'extrémité de la cauda.

MÉCANISME DE LA PONTE. — La description que nous avons donnée de l'armature génitale femelle concerne surtout des spécimens traités par la potasse. Sur des pièces vivantes ou fixées, l'aspect et surtout les rapports topographiques sont assez différents.

Ce que nous considérons comme l'appendice du 8° segment est une pièce pyramidale adhérent par sa face ventrale au 8° sternite. Elle présente une face interne concave et une face dorsale et interne également concave.

L'appendice ventral du 9° sternite, ou gonapophyse interne, est également en forme de pyramide, avec une face ventrale, une face interne et une face dorso-externe. Enfin la pièce dorsale est plus mince et également concave.

C'est à la base de ces pièces que l'on voit se terminer la paroi chitineuse du vagin. Lorsque la vulve se dilate, les différentes pièces se comportent de la façon suivante : l'apophyse du 8° sternite s'écarte ; la gonapophyse du 9° sternite s'écarte également et se rabat sur le côté, de sorte que sa face ventrale devenue latérale, se continuant avec la face interne du précédent, forme une large gouttière ventro-latérale, complétée par la pièce dorsale, qui reste unie avec son vis-à-vis.

Dans le genre *Triatoma*, l'appendice du 8° sternite et la gonapophyse du 9° sont toujours fortement adhérents l'un à l'autre, ce qui semble assez particulier, étant donné que ces deux pièces appartiennent à des segments absolument différents. Chez *Rhodnius*, la soudure n'existe pas, les pièces restent indépendantes.

CHAPITRE III

ARMATURE GENITALE MALE DES TRIATOMES

La constitution de l'armature génitale du mâle est plus compliquée encore que celle de la femelle. Peytoureau (1895) étudiant l'armature génitale des Orthoptères, Coléoptères et Lépidoptères est arrivé à formuler quelques données générales. Contrairement à ce qui se passe chez la femelle, l'orifice des organes génitaux a une position constante chez le mâle. Il est situé sur le bord postérieur du 9^e sternite, soit au fond d'une cavité, soit à l'extrémité d'un appendice chitinisé correspondant aux gonapophyses accessoires, soudées ensemble. Le pénis n'est souvent que la terminaison chitineuse du canal éjaculateur qui se dévagine à l'extérieur. L'appareil copulateur comprend, en plus du pénis, des pièces chitineuses accessoires (paramères de Verhoeff).

Le canal éjaculateur est, à sa portion terminale, enfermé dans une invagination de la paroi ventrale du corps qui forme l'organe intromittent ou *aedoeagus* (1). Dans certaines familles (coléoptères), c'est une dévagination tubulaire, médiane de la membrane située entre le 9^e et le 10^e sternite. Elle est divisée en une portion proximale (tegmen) et une portion distale (lobe médian), qui correspond au pénis. Cette dernière région est télescopée et rétractée au repos. Celle de l'*aedoeagus*, qui pénètre complètement dans le vagin, est la partie terminale élargie du canal éjaculateur (sac interne), qui se trouve retournée dans le processus.

Chez les hétéroptères, en conformité avec le schéma général de l'armature génitale chez les insectes, le 9^e segment est spécialement modifié. Cette modification consiste en une tendance générale, parfois très prononcée, à la fusion du tergite et du sternite, dont la lèvre postérieure se rétrécit, donnant à l'ensemble l'aspect d'une cavité en forme de coupe, qui contient la chambre terminale de Sharp.

(1) Ce terme, créé par Foudras (1859), a été employé par Sharp et Muir (1912) pour désigner l'ensemble des chitinisations du tube génital.

De la cavité génitale part un *phallosome* et sur chacun de ses côtés on trouve une pièce chitineuse unique, ordinairement en forme d'étrier, partant de la partie interne du 9^e sternite, les appendices latéraux de Sharp qui existent chez les hétéroptères et les homoptères les plus élevés en organisation. Chez *Cimex* particulièrement, l'organe impair que l'on a appelé improprement le pénis, est en réalité l'un de ces appendices, celui de gauche, comme le montre l'étude du développement, l'autre s'étant atrophié (1).

Le phallosome ou pénis des hétéroptères jaillit donc entre les 9^e et 10^e sternites. Il est volumineux et de nature complexe, constitué par un repli basal fortement chitinisé en forme d'étrier, une portion appelée par Sharp la *théca*, et un organe médian portant l'ouverture du canal éjaculateur.

La pièce en forme d'étrier peut être considérée comme une chitination de la membrane basale de la cavité génitale, encerclant la base du phallosome et formant comme un berceau pour le recevoir. Il donne insertion aux puissants muscles de l'organe. On l'appelle quelquefois le repli basal.

La thèque présente une membrane qui peut se dévagner et présente parfois des dilatations sacculaires compliquées, avec des épaississements chitineux.

La troisième partie du phallosome peut être homologuée au *mésosome* (Christophers et Cragg) ou aedoeagus (Sharp). Elle est essentiellement constituée par une papille portant l'ouverture du canal éjaculateur, sa partie externe se continuant au-dessous avec la membrane de la thèque. Quand l'organe est complètement distendu et dévaginé, l'ensemble de ses parties forme un sac volumineux.

Ce qui complique à un point excessif l'étude de l'armature génitale des insectes, c'est la multiplicité des termes employés et le manque complet d'accord sur la signification exacte de ces termes à cause du manque de détails morphologiques. Sing-Pruthi (1924) s'est élevé contre cette extrême confusion : « Chaque auteur, dit-il, a proposé sa propre terminologie ou a employé des termes déjà usités, mais pour des organes différents. » Et il cite en exemple Buckton, qui prend le terme *cauda* du travail de Sharp sur les pentatomes, où il est employé pour le segment terminal situé autour de l'anus (X^e segment) et il en baptise un organe situé au-dessous

(1) Chez *Cimex*, en effet; la copulation se fait de façon tout à fait particulière. La femelle présente deux ouvertures sexuelles bien séparées l'une de l'autre, un orifice copulateur situé sur la partie droite de la face ventrale donnent accès à l'organe de Berlese sur le quatrième sternite, et un orifice de ponte normalement situé. C'est donc bien l'homologue d'un appendice latéral le long duquel glisse le véritable organe intromittent.

de l'anus, organe qui n'existe même pas chez les pentatomes. D'autres ont confondu cauda et pénis. Sing-Pruthi s'est donc efforcé de coordonner toutes les notions acquises et de simplifier la terminologie. C'est celle que nous adopterons, mais en faisant remarquer cependant qu'elle n'est valable, jusqu'à un certain point, que pour les hémiptères. Parfois, les termes employés pour désigner certains organes ont une signification bien différente dans d'autres groupes. Mais il faut se faire une raison car, probablement, arrivera-t-on difficilement à une compréhension et une entente parfaites sur l'origine et l'homologie des différentes pièces de l'armature génitale des insectes.

Chez les *Triatoma*, si nous admettons que le véritable 2° segment est le premier apparent, le segment pré-génital est le 7° segment. Ce sternite est fortement échancré et renflé pour loger les segments génitaux, qu'il entoure complètement. Le tergite, au contraire, s'étend jusqu'à la partie postérieure du corps. Par sa face dorsale, l'armature génitale est donc complètement cachée par ce tergite ; le connexivum fait le tour du corps sans être interrompu à son extrémité postérieure, comme chez la femelle (fig. 0, 0 et 0).

Le 8° sternite est télescopé dans le 7° et visible seulement sous forme d'une petite portion demi-lunaire. Il est en réalité assez développé. Son tergite, au contraire, est pratiquement inexistant et réduit à une simple membrane.

IX° segment

Le 9° segment est véritablement le segment génital. Le sternite est une large masse hémisphérique faisant saillie à la face ventrale du corps sans atteindre cependant sa bordure postérieure (fig. 2 B, D). Par contre, le tergite est plus réduit, c'est un simple pont de chitine reliant les bords du sternite à sa partie inférieure. Par l'orifice ainsi constitué pénètrent dans le manchon chitineux du 9° segment le tube digestif et les canaux génitaux (fig. 10).

Le 9° sternite porte des organes ou appendices copulateurs, que nous appelons les forcipules. Ils sont bien développés, assez courts, épais, incurvés vers la face interne et terminés par une forte dent chitineuse. A l'état de repos, ils sont rabattus le long de la marge postérieure du sternite, presque cachés par lui.

On appelle quelquefois ces forcipules *claspers* ou *latéraux* chez les hétéroptères, parfois les *génital styles* ou *styles*. D'après Pruthi, ce dernier nom peut induire en erreur. Il appelle ces appendices

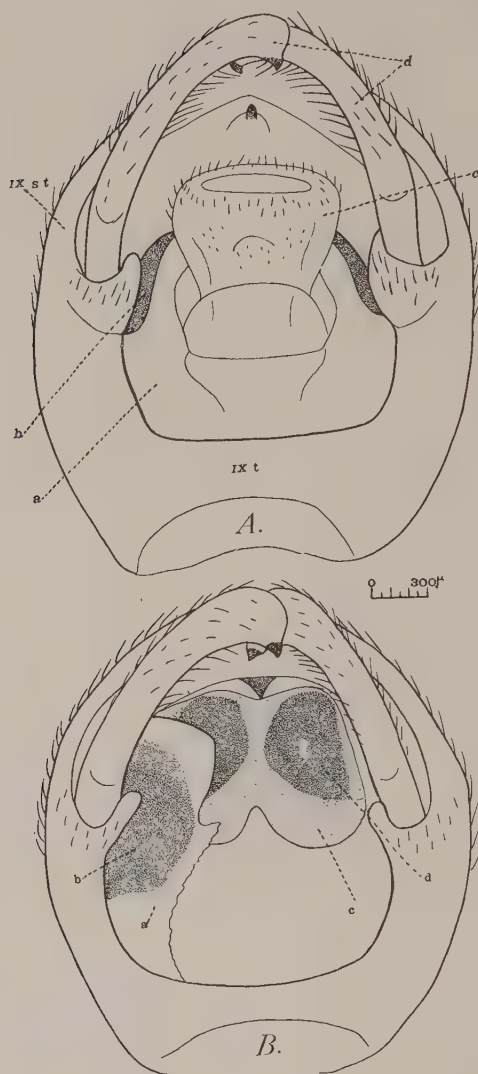


FIG. 10. — A, 9^e segment de *T. dimidiata*, vue ventrale avec l'intestin ; *a*, membrane rattachant l'intestin au 9^e tergite et à la face latérale du sternite ; *b*, plaque chitineuse de cette membrane représentant le 10^e tergite ; *c*, anus ; *d*, forcipules (paramères) ; — B, le même vu par la face postérieure après extirpation de l'intestin ; *a*, membrane anale interrompue sur la ligne médiane ; *b*, 10^e tergite ; — C, membrane venant de la face interne du 9^e sternite pour fermer en arrière la chambre génitale, et se terminant par un bord libre ; *d*, épaissement chitineux de cette membrane.

des paramères (Verhoeff). Or, les paramères des culicidés, par exemple, n'ont aucun rapport avec ces organes, alors que *claspers* (forcipules en français) aussi est utilisé dans ce groupe et sert à désigner des appendices, que l'on peut considérer avec certitude comme identiques aux *claspers* des Triatomés.



FIG. 11. — Forcípules (paramères). A, *T. vitticeps* ; B, *T. dimidiata* ; C, *Rhodnius prolixus* ; D, *T. protracta* ; E, F, soies en crochets de la face externe et soies droites internes (*T. dimidiata*).

César Pinto (1926) a été le seul, à notre connaissance, à décrire ces forcipules qu'il appelle *ganchos* et à chercher si l'on pouvait séparer le genre *Triatoma* des genres *Rhodnius* et *Apiomerus*.

Leur examen montre que chez les triatomés les différences ne sont pas très marquées comme on peut s'en rendre compte sur la figure. Nous ne pensons pas que l'on puisse, d'après ces caractères, distinguer les espèces entre elles, alors qu'au contraire le pénis est très variable (fig. 11).

En ce qui concerne ces forcipules, attirons simplement l'attention sur le fait suivant, c'est que sur la moitié terminale il y a des soies en crochets sur la face externe convexe et des soies droites et plus longues sur la face interne concave. Ces forcipules sont en général courtes, sauf dans le cas de *Triatoma protracta*, où elles s'affrontent sur la ligne médiane.

Pinto a constaté également que la face dorsale du 9^e sternite présente à sa partie postérieure une sorte d'appendice médian, une épine cônique dont la base est située à l'intérieur du sternite, sur l'espèce d'épaississement du rebord doublant le pourtour de son orifice et qui va se perdre au niveau de l'insertion des forcipules. Cette apophyse est plus ou moins longue suivant les espèces. Elle vient en contact avec les membranes chitinisées, qui ferment en arrière la loge pénienne (fig. 10, A et B).

Le 10^e segment n'existe pratiquement pas chez les Triatomes. Le canal anal s'avance très loin vers l'extrémité postérieure ; il est maintenu en place par une membrane assez résistante et adhérente à lui et qui s'insère d'autre part sur les bords latéraux du 9^e sternite et le bord postérieur du 9^e tergite. Sur cette membrane, on trouve deux petites plaques chitineuses situées de chaque côté du rectum et tout contre lui : elles représentent peut-être tout ce qui reste du 10^e tergite (fig. 10, b).

Loge génitale

Le pénis et son armature sont contenus dans une loge limitée ventralement par le 9^e sternite, et dorsalement par la face postérieure du canal anal. Cette loge est hermétiquement fermée sur les côtés et même à sa partie postérieure.

Sur sa face dorsale, le tube membraneux qui entoure l'anus s'élargit en avant, en éventail, pour s'insérer sur tout le bord postérieur du 9^e tergite ; puis, la ligne d'insertion remonte obliquement en arrière, le long de la face interne du sternite, et passe un peu au-dessous du point d'implantation du forcipule. Il se forme ainsi une membrane verticale qui s'étend des faces latérales de l'anus à la face interne du sternite, et qui présente un bord interne libre. Ce bord libre limite avec son opposé un espace triangulaire à sommet anal. La membrane présente à ce niveau une plaque chitineuse que nous considérons comme ce qui reste du 10^e tergite (fig. 10, a, b).

L'espace laissé libre se trouve comblé par une deuxième membrane, médiane celle-ci, à moitié cachée sur ses bords par les deux

précédentes. Elle part de la face ventrale du sternite et s'avance dorsalement vers l'anus. Elle présente également deux plaques situées de chaque côté de la ligne médiane. Cette membrane se termine par

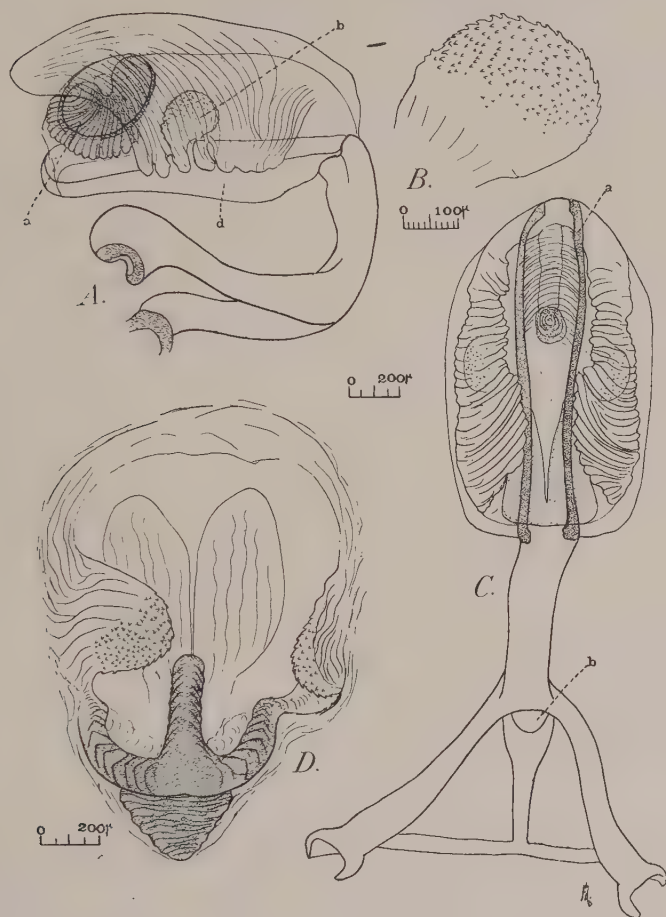


FIG. 12. — Organe copulateur de *Triatoma dimidiata*. A, vue de profil avec *a*, épaissement chitineux (organe intromittent) et *b*, une des expansions latérales épineuses ; *d*, gouttière chitineuse inférieure ; — B, expansion latérale ; D, épaissement chitineux vu de face ; C, aedeagus vu par la face inférieure ; *a*, renforcement latéral de la gouttière chitineuse ; *b*, foramen génital situé au milieu de l'armature de soutien de l'aedeagus.

un bord libre, bilobé, à quelques millimètres de l'anus. Les deux plaques de cette membrane ne peuvent donc pas être considérées comme appartenant au 10^e sternite, puisque l'organe copulateur débouche entre elles et l'anus (fig. 10, *c*, *d*).

Ventralement, elle se replie en avant, doublant entièrement la face interne du sternite, dont elle est d'ailleurs facile à séparer. Puis, elle se recourbe de nouveau pour revenir vers la face dorsale en s'appliquant, se moulant étroitement sur l'armature de soutien du pénis. A ce niveau, elle se continue par une membrane qui est le prolongement du tube membraneux de l'anus, et qui se recourbe ventralement pour, en avant, fermer la loge pénienne, et la séparer de la cavité générale.

Le pénis se trouve ainsi enveloppé de toutes parts, repose sur ce berceau chitino-membraneux, et dirigé, à l'état de repos, obliquement en avant et dorsalement, parfois directement en avant.

La loge ne présente qu'une issue, en arrière, contre l'anus. Mais cet orifice est étroitement bordé, latéralement par les épaissements chitineux des expansions latérales de l'anus, et ventralement par le bord libre de la membrane médiane. Le pénis doit, en se redressant, forcer ce passage en soulevant et en écartant ces différentes formations.

Armature de soutien (basal plates de Christophers)

Le pénis est supporté par des épaissements chitineux formant une armature parfois compliquée. Le tout dépend du 9^e urite, puisque c'est entre le 9^e sternite et le 9^e tergite que les canaux génitaux pénètrent dans la loge génitale.

L'armature de soutien est constituée de la façon suivante :

Chez *Triatoma dimidiata*, par exemple, de chaque côté, on trouve deux pièces chitineuses insérées sur la face interne du sternite, un peu au-dessous du point d'implantation des forcipules, et qui, dirigées horizontalement d'arrière en avant, finissent par se rejoindre sur la ligne médiane ; une troisième pièce chitineuse transversale réunit les deux premières, à peu près en leur milieu. Le triangle ainsi formé est divisé à son tour par une autre pièce chitineuse, formant la hauteur. Cependant, avant d'arriver au sommet, cette dernière pièce se bifurque et constitue ainsi un petit orifice (foramen basal), à travers lequel passe le canal éjaculateur (fig. 12, C, b).

Ce canal est contenu dans une gaine chitineuse qui est le pédicule reliant le pénis à son armature et prenant point d'appui sur le pourtour de l'orifice situé au sommet du triangle chitineux que nous venons de décrire.

Ce pédicule est d'abord perpendiculaire au plan du squelette chitineux, dirigé ventralement, mais bientôt il s'incurve en arrière et vient se fixer à la partie proximale de l'organe copulateur.

La constitution de ce squelette chitineux et du pédicule est différente, suivant que l'on s'adresse à telle ou telle espèce. Ainsi, chez *Triatoma protracta*, on trouve bien les deux branches venant des bords latéraux du sternite, puis une espèce de tige peu chitineuse, en forme d'U, remplaçant le troisième côté du triangle. De plus, du sommet du triangle, part une baguette chitineuse, bifurquée à son extrémité, pour délimiter l'orifice du passage du canal génital. Mais cette baguette se termine librement à une petite distance de la pièce en U.

Chez *Rhodnius prolixus*, la structure est encore fort différente (fig. 13, C). Les deux pièces latérales sont beaucoup plus longues et se rejoignent sur la ligne médiane, tout près de la partie proximale du pénis. Elles délimitent à leur point d'union un large orifice. Ici, les barres chitineuses formant le triangle et constituant la hauteur n'existent pas. Des pièces latérales principales partent deux pièces qui se recourbent en avant et s'unissent sur la ligne médiane pour former le contour postérieur de l'orifice du canal éjaculateur. Des bords latéraux de cet orifice s'élancent deux lames chitineuses qui, en divergeant, vont rattacher le pénis à son support, et qui remplacent, chez *Rhodnius*, le pédicule long et grêle des triatomes.

Organe copulateur (*aedoeagus*)

L'organe copulateur proprement dit ou *aedoeagus*, a la forme d'une masse ovoïde et généralement incurvée. Elle continue la courbure du pédicule qui la rattache à son support et l'ensemble finit par décrire un demi-cercle complet, c'est-à-dire, que l'extrémité du pénis est dirigée dorsalement et vient reposer pour ainsi dire sur l'étrier formé par les deux pièces chitineuses latérales et la barre transversale qui les unit.

La forme de l'*aedoeagus* est assez variable suivant les espèces. Chez *T. vitticeps*, elle a une forme allongée, presque conique. Chez *T. dimidiata*, son extrémité est aplatie avec un contour arrondi. Il en est de même chez *Rhodnius*. Par contre, chez *T. protracta*, l'extrémité présente, à sa partie inférieure, une sorte de lame sagittale donnant, vue de face, l'aspect d'un éperon pointu.

L'organe copulateur est formé de deux parties : une partie proximale rigide et seule visible quand la partie distale est rétractée, c'est le *phallosome*.

La portion distale invaginable est l'*endosome* (Sing-Pruthi 1925). Cet endosome se divise lui-même en deux parties : une partie proximale large et membraneuse, la *conjunctiva*, qui, une fois rétractée,

borde intérieurement et directement le phallosome et une partie distale étroite et rigide, la *vesica*, qui se trouve au centre et présente des épaississements et des chitinisations très marquées. Elle constitue, en somme l'organe intromittent. D'après Sing-Pruthi, Sharp n'a pas reconnu la continuité entre le phallosome et l'endosome. Il considérerait la région distale comme l'*aedoeagus* et croyait que le phallosome, ce qu'il appelait la *theca*, était une membrane surajoutée enveloppant la base de l'*aedoeagus* (1).

Les épaississements chitineux du phallosome (1) ont une forme différente suivant les espèces. Chez *T. dimidiata*, par exemple, c'est une sorte de lame recouvrant la face ventrale de l'organe copulateur et se relevant de chaque côté pour entourer les bords. Elle a une forme de losange dont, à une extrémité, la base serait tronquée, et l'autre extrémité, apicale, arrondie. L'extrémité apicale présente d'ailleurs une sorte de fente dont les côtés sont bordés de petites dents. La lame entière est renforcée par deux épaississements chitineux qui, partant de la base, aboutissent de chaque côté de la fente apicale (fig. 12, C, a).

Chez *T. vitticeps*, où l'appareil copulateur a un aspect conique, les deux bords de la plaque ventrale se relèvent fortement à son extrémité, formant une gouttière presque complètement fermée. Les deux épaississements chitineux, au lieu de se rejoindre à l'apex, divergent pour rejoindre les bords et renforcer la gouttière apicale.

Chez *T. protracta*, la structure de la plaque se rapproche de celle de *T. dimidiata*, mais les bords remontent beaucoup plus haut sur les parties latérales de l'organe. De plus, à l'extrémité, on trouve, saillant sur la face ventrale, une sorte de lame, déjà signalée plus haut, qui donne à l'ensemble, vu de face, l'aspect en pointe caractéristique.

Chez *Rhodnius prolixus*, l'organe copulateur repose sur une membrane chitineuse en forme de losange, un peu arrondi à son extrémité et dont les angles remontent très haut, le long des faces latérales. Cet épaississement chitineux est encore renforcé à son centre sous forme d'une plaque triangulaire à sommet antérieur et dont la base se termine bien avant l'extrémité postérieure de l'organe. Quelquefois, le milieu de cette plaque est plus pâle, donnant à l'ensemble un aspect bifide. Cette base est reliée à un autre épaississement brunâtre en forme d'U, semblant constituer une sorte de charnière (fig. 13, C, a et b).

À l'intérieur du phallosome, l'endosome, à l'état de repos, est

(1) Chez un grand nombre d'homoptères, tout l'*aedoeagus* est rigide et ne présente pas de partie invaginable ou endosome.

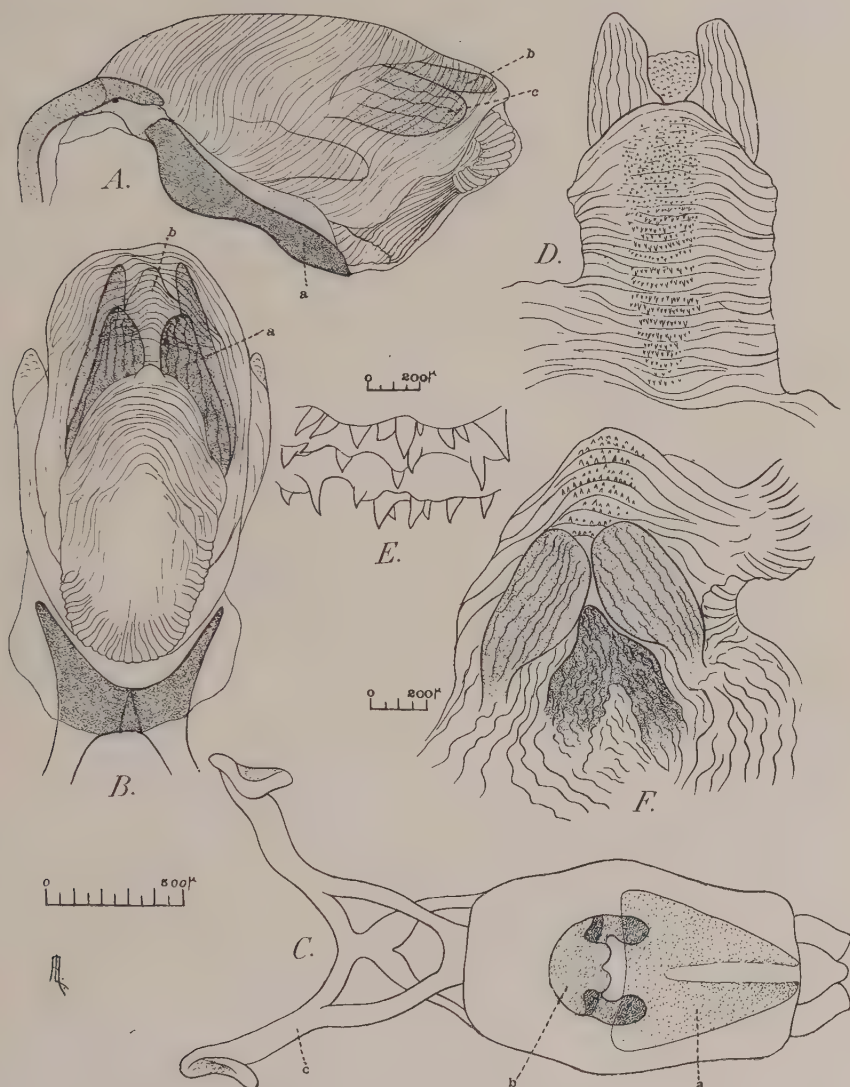


FIG. 13. — Organe copulateur de *Rhodnius prolixus*. A, vu de profil ; a, gouttière chitineuse ; b, appendice médian ; c, expansion aliforme ; — B, vu par la face supérieure ; a, expansion aliforme ; b, appendice médian ; — C, aedeagus vu par la face inférieure ; a, épaissement chitineux de la gouttière ; b, épaissement postérieur ; c, armature de soutien ; — D, face inférieure de l'endosome, montrant le revêtement épineux ; E, détail des épines ; F, appendice médian et expansions aliformes.

formé de plis et de replis, chitineux ou non, les uns lisses, les autres pourvus d'épines très fortes. Leur disposition est extrêmement complexe, mais, une fois dévaginés, ils constituent un simple sac. Nous n'avons pas rencontré, chez les triatomes, ces pièces constituant un véritable squelette, comme chez les hémiptères aquatiques (R. Poisson). Il ne s'agit ici que de faux appendices formés par des replis épaissis et permanents, ornementés parfois du sac pénien. Ces appendices diffèrent d'ailleurs chez les *Rhodnius* et les triatomes.

Dans le cas de *T. dimidiata*, que nous prenons pour exemple (fig. 12), la membrane qui recouvre la face dorsale de l'organe, le phallosome débordé en avant, cache presque complètement l'extrémité antérieure ; l'endosome se replie à l'intérieur et revient à la base de l'organe. Il se réfléchit de nouveau vers le centre de l'organe où il se plisse à l'infini. La face de ces replis, qui doit constituer la paroi interne du sac, après dévagination, est tapissée d'un épithélium aplati. Ce qui doit former la paroi externe est au contraire hérissé d'épines particulièrement longues et acérées au centre de l'organe.

La membrane chitineuse qui forme la face ventrale du phallosome au lieu de se réfléchir sur elle-même, remonte et s'insinue sous l'auvent constitué par les membranes dorsales et revient en arrière. Elle s'épaissit alors considérablement et constitue une véritable pièce médiane fortement chitineuse, particulière au genre *Triatoma* (fig. 12, A et D), facilement visible par transparence. C'est une plaque losangique placée perpendiculairement à l'axe du pénis. Les deux angles, droit et gauche, sont rabattus vers la face postérieure. Les côtés inférieurs donnent naissance à une membrane qui est fixée sur les bords de la gouttière basale chitineuse. Sur la face postérieure de la plaque est implantée une arête verticale très marquée. C'est dans les deux gouttières formées par cette arête et les angles latéraux de la plaque rabattus en arrière que vient se replier en accordéon, se tasser, une partie importante du sac.

On voit également, de chaque côté de l'organe, par transparence, un peu en arrière du sac chitineux, deux lobes chitineux eux aussi, aplatis dans le sens transversal, et qui sont recouverts d'épines (fig. 12, A, B, D). Ces lobes sont des diverticules épaissis de la membrane générale.

Chez les autres triatomes, la structure de l'organe copulateur ne varie que par les détails. Chez *T. protracta*, la face dorsale du phallosome s'avance beaucoup moins loin. Les lobes discoïdes latéraux sont plus petits, moins épaissis, mais présentent des dents plus fortes.

Chez *Rhodnius*, les membranes sont très différentes, du moins

en ce qui concerne leurs épaissements accessoires. Quand on regarde l'organe copulateur par la face dorsale, on voit d'abord

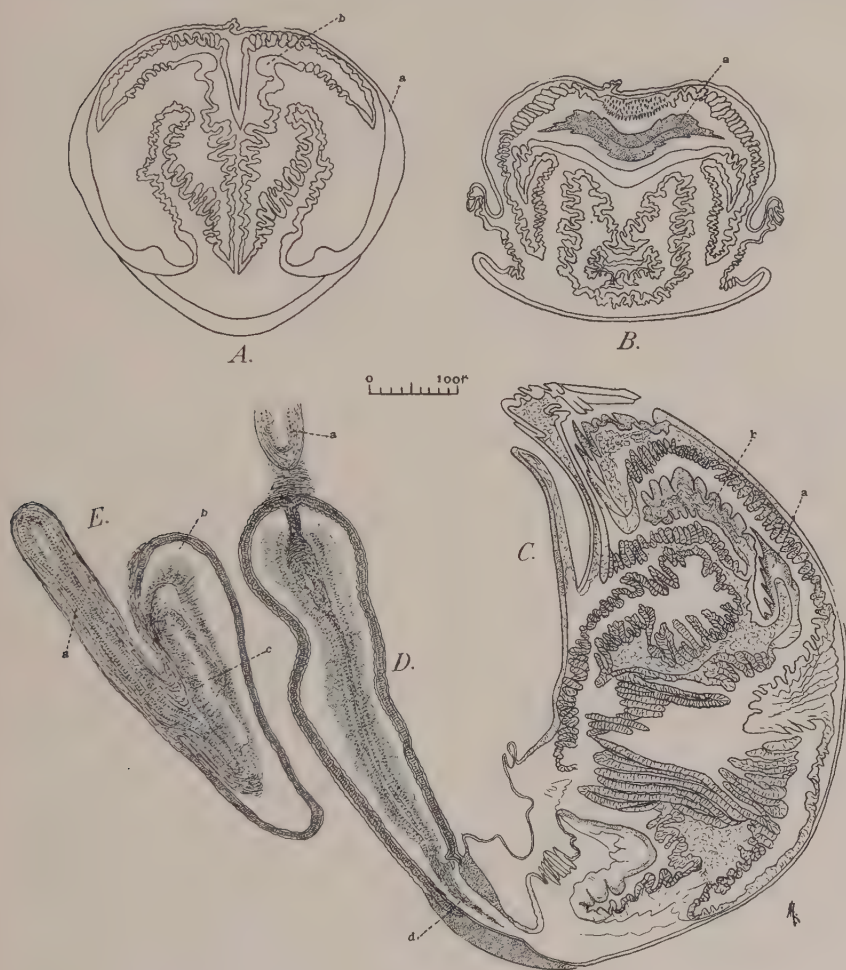


FIG. 14. — Organe copulateur de *Rhodnius prolixus*. A, coupe transversale de la partie proximale de l'aedocagus ; a, phallosome ; b, endosome ; — B, coupe de la partie distale ; a, appendice médian ; — C, coupe de l'organe copulateur (aedeagus) ; a, appendice médian ; b, repli antérieur de l'endosome ; — D et E, fusion des canaux déférents et des canaux excréteurs (a) des glandes, à l'intérieur de la glande interne qui se termine librement dans le canal éjaculateur en d ; — D, vu de face ; E, on voit de profil le canal excréteur a, débouchant dans l'organe cylindrique b ; c, glande interne.

deux baguettes chitineuses qui appartiennent à l'enveloppe superficielle. Au-dessous, on trouve une sorte de sac plissé et dont le

- 。 bord antérieur forme un éperon médian brun, très chitineux. On voit, sur la coupe (fig. 14), comment la membrane superficielle se

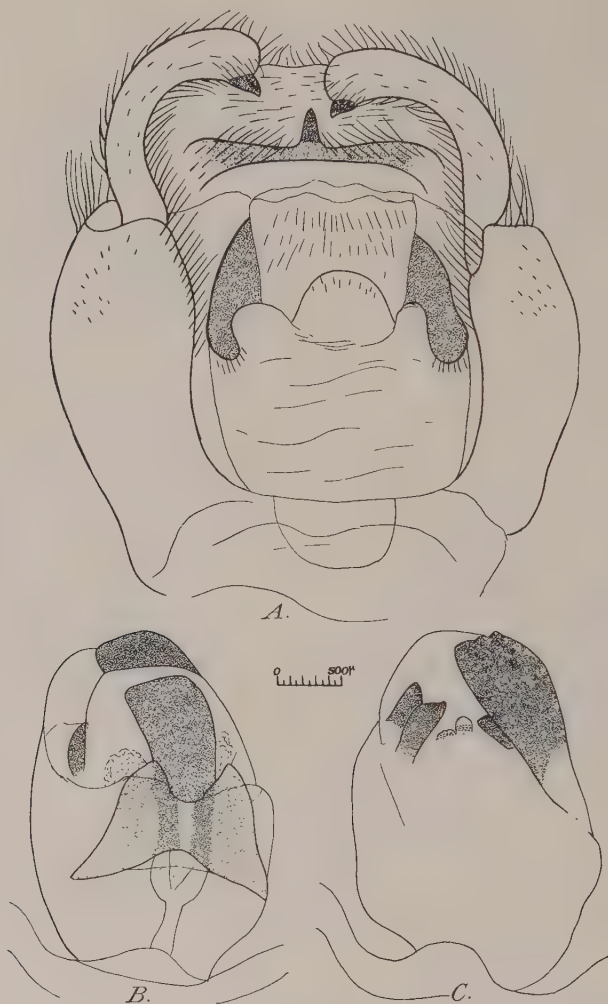


FIG. 15. — *Platymeris biguttatus*. A, 9^e segment avec anus en place ; B, face inférieure de l'aedeagus avec épaississements chitineux asymétriques du phallosome ; C, épaississements et appendices de l'endosome.

réfléchit vers la partie postérieure pour revenir en avant et former cet éperon.

Au-dessous, on trouve, de chaque côté de la ligne médiane, une expansion allongée, arrondie à son extrémité, ayant de profil l'aspect d'une aile. Ces expansions aliformes, comme on le voit (fig. 12,

F), après déplissement du sac, sont formées par la membrane au voisinage immédiat de l'éperon médian. Un peu en avant et au-dessous d'eux, la membrane se réfléchit encore en arrière et toute sa face ventrale est en ce point recouverte d'épines assez longues et acérées.

En ce qui concerne *Rhodnius*, la constitution de l'endosome n'est pas aussi simple que celle des autres réduvidés et ce n'est pas seulement un sac fixé au rebord de l'orifice du phallosome et qui se dévagine à l'extérieur. Si on regarde une coupe passant à l'union du tiers moyen et du tiers postérieur de l'organe (fig. 14, A), on constate que l'endosome est fixé en plus à l'intérieur du phallosome. La dissection montre que la fixation a lieu au niveau de la chitinisisation en U (fig. 13, C, *b*) de la face ventrale.

Nous avons étudié également, à titre de comparaison, un autre genre de réduvidé, *Platymerus biguttatus*. L'appareil copulateur, sans son armature de soutien, est d'une structure plus simple et présente une particularité remarquable : il est asymétrique. Il présente, lorsqu'on l'envisage par la face supérieure, une incurvation vers la gauche. Vu en place au lieu d'être dirigé vers la face dorsale de l'animal, il a une direction parallèle à l'axe du corps et d'arrière en avant, de sorte que son extrémité apicale vient faire saillie à travers l'orifice formé par les 9^{es} tergite et sternite.

La plaque ventrale n'est pas recourbée en gouttière, comme chez les triatomes. De la base part un épaississement chitineux auquel fait suite une plaque fortement chitinisée en forme d'ailes de papillon et qui se rétrécit et ensuite s'incurve vers l'apex (fig. 15, B).

Cet ensemble constitue la valve inférieure. La valve supérieure, vue par sa face ventrale, présente, sur son bord droit, une dent extrêmement épaisse et forte, large et arrondie à son extrémité. En réalité, c'est plutôt une gouttière chitineuse à concavité tournée vers la face dorsale de l'appareil copulateur. Également incurvée vers la partie médiane, de l'autre côté sur le bord gauche, se trouve aussi une dent, mais infiniment plus petite (fig. 15, C).

En dedans de ces appendices, il y en a deux autres, beaucoup plus petits, entourant une papille. Un peu en arrière et au-dessus de la dent du bord droit, se trouve un cinquième appendice, aussi fortement chitinisé que les deux autres.

Ces diverses formations occupent le bord apical de cette valve supérieure. De plus, les deux dents extrêmes donnent insertion à une membrane qui laisse libre leur moitié apicale et qui recouvre toute la face dorsale de l'organe.

CHAPITRE IV

ORGANES GENITAUX FEMELLES

Les organes génitaux femelles des insectes sont constitués par deux ovaires comprenant chacun un certain nombre de tubes ou gaines ovariques ou ovarioles, situés de chaque côté du corps et venant déboucher dans un conduit vecteur, la trompe ou l'oviducte. Les deux trompes s'unissent sur la ligne médiane pour constituer l'oviducte commun, qui se continue postérieurement par un canal plus large ou vagin.

Ovaires et follicules

Chaque ovaire constitué par un ensemble de gaines ovariques présente une forme de fuseau et est prolongé à l'extrémité antérieure par des filaments grêles qui s'unissent les uns aux autres d'un même côté du corps et se continuent en avant pour former un ligament fixateur.

Le nombre des gaines ovariques est extrêmement variable.

Chez les insectes, dans toute gaine ovarique, on distingue une chambre antérieure germinative ou germigène, où les cellules ne sont pas différenciées et une chambre postérieure avec cellules épithéliales et cellules ovariques placées les unes derrière les autres. Les cellules épithéliales entourent complètement les ovulaires formant autour d'elles de véritables follicules ou chambres ovulaires.

On divise les ovaires en deux groupes suivant la présence ou l'absence de cellules vitellogènes : ovaires panoïstiques (Brandt 1869), sans cellules nutritives ; ovaires méroïstiques (Brandt 1869), dont les gaines ont à la fois ovules et cellules nutritives.

Ce dernier groupe se divise aussi en deux : ovaires du type poly-

trophique, quand les cellules nutritives alternent avec les oocytes et ovaires du type acrotrophique, quand les cellules nutritives sont situées à l'apex des ovarioles.

Les hémiptères particulièrement appartiennent au groupe des insectes à ovaires du type acrotrophique : dans les chambres ovulaires, on ne trouve pas autre chose que l'ovule entouré de son follicule. A la partie supérieure de la gaine, au-dessus des ovules, se trouvent des amas de cellules fonctionnant comme organes de formation du vitellus en relation avec tous les ovules pendant leur période d'accroissement au moyen de prolongements (Huxley 1858, Balbiani 1870).

Chez les différents auteurs, les ovaires des hémiptères hétéroptères présentent 4 à 7 gaines ovariques. Chez *Cimex*, il y en a 7. Chez les triatomés, il y en a 7 également (Patton et Cragg 1913).

La taille des ovaires varie naturellement de façon considérable et rapide entre le moment où l'insecte naît et son premier repas... Ainsi chez *Rhodnius*, que nous avons particulièrement étudié, quatre heures après la naissance le faisceau ovarien présente 3 mm. 5 de long et 1 mm. 2 dans sa plus grande largeur. Les oviductes sont droits et mesurent 2 mm. 4. Vers la douzième heure, les ovaires mesurent déjà 4 mm. de longueur. Après le premier repas, le troisième jour, les ovaires ont 5 mm. de longueur et 2 mm. 2 de largeur (fig. 16).

Chez la femelle à maturité, c'est une masse de 6 mm. de long et 2 mm. 5 de large.

On sait que l'ovaire proprement dit est divisé en un certain nombre de zones, zone de multiplication, de différenciation et d'accroissement. Dans un travail récent, Vardé (1930), décrit en plus chez certains coléoptères une zone de prédifférenciation et divise en plus la zone d'accroissement en deux : zone de petit et de grand accroissement, celle-ci appartenant au tube ovarique.

Chez les triatomés, ces zones ne sont pas aussi nettement différenciées. Chez la femelle nourrie et fécondée, on trouve à la partie antérieure de l'ovaire une zone de cellules à noyau dépourvu de chromatine, puis au-dessous une zone de multiplication qui occupe la plus grande partie de la chambre antérieure. La zone de petit accroissement renferme toujours au moins cinq ou six oocytes, même chez une femelle venant de naître.

Chez la femelle nourrie et fécondée (1), le nombre des follicules

(1) Le développement complet des ovaires peut se faire sans fécondation. Nous verrons en effet plus loin qu'une femelle de triatome peut pondre des œufs stériles. En principe, le repas de sang est nécessaire, sauf dans certaines conditions très particulières, lorsque la nymphe a été nourrie récemment.

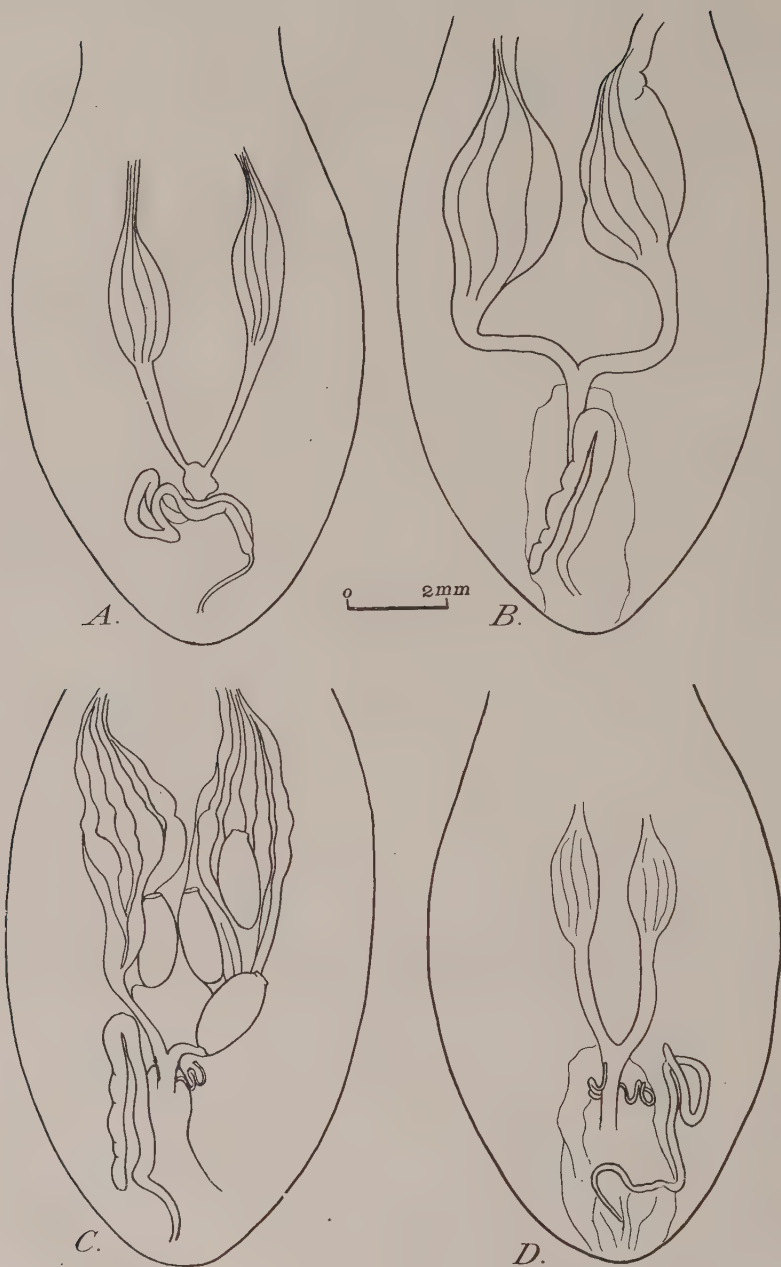


FIG. 16. — Ovaires de *Rhodnius prolixus* à différents âges. A, aussitôt après la naissance ; B, après le premier repas de sang ; C, au bout d'un mois, après trois repas ; D, ovaire d'une femelle n'ayant jamais été nourrie, conservée à 30° deux mois. Sur les quatre figures, on voit la glande accessoire impaire, et en C et D, les spermatheques.

ou chambres ovulaires est de quatre (Patton et Cragg). Chez *Cimex*, il n'y en a que deux.

Chez une femelle sacrifiée à la quatrième heure, on trouve une chambre antérieure avec cellules germigènes bien développées, mais à ce stade il n'y a qu'une chambre ovulaire à laquelle fait directement suite l'oviducte. Dès le premier repas, on trouve alors tous les caractères connus chez les hétéroptères : il y a quatre oocytes en voie de développement, dans leur follicule (fig. 17). L'ovariole ou gaine ovarique, est rattachée à l'oviducte commun latéral par un pédicule court et épais. Chez *Cimex*, on observe que la moitié inférieure est une colonne d'un diamètre uniforme, tandis que la moitié supérieure est sphérique et consiste en une masse protoplasmique nucléée. Elle est bordée par une membrane mince qui sépare les deux portions du pédicule fermant complètement l'oviducte, alors qu'elle se continue en avant avec la membrane basale des cellules du follicule placé au-dessus. Berlese a observé que les noyaux libres sont disposés en couche, Cragg qu'ils sont concentrés au contraire dans la partie centrale en une masse sphérique. A la partie supérieure, on trouverait toutes les formes de transition avec les cellules du follicule. Pour ce dernier auteur, cette masse protoplasmique servirait de réservoir au dépens duquel se ferait le développement du follicule, au fur et à mesure que l'œuf croît et s'allonge. On ne trouve pas, en effet, de figure de division cellulaire chez les cellules du follicule. Lorsque l'œuf est définitivement formé, cette couche de protoplasme indifférencié se résorberait et la continuité avec l'oviducte serait établie par la rupture de la membrane. Celle-ci se reformerait aussitôt que l'œuf serait pondu.

Pour Abraham (1933), « l'épithélium folliculaire qui donne le chorion chez *Cimex* est formé par l'épithélium gonadique et un syncytium nucléé qui se trouve derrière l'œuf mûrissant ». Chez *Cimex*, également, la partie séparant le dernier follicule de l'oviducte est divisée en deux zones : l'une a des noyaux disposés perpendiculairement à l'axe, l'autre des noyaux disposés de façon désordonnée.

Chez les triatomés on trouve une disposition semblable. A la base du dernier follicule on voit un cordon cellulaire plein, puis une large poche sphérique à parois extrêmement minces, contenant des cellules isolées, des granulations sidérophiles ou colorées en jaune, rouge, bleu, par la méthode de Mallory. Mais cette partie est elle-même divisée en deux. En avant, au contact du cordon de cellules régulièrement alignées, on trouve une sorte de grande vacuole constituant des cellules isolées remplies de gros grains noirs, de taille très variable, parfois extra-cellulaires. A la partie infé-

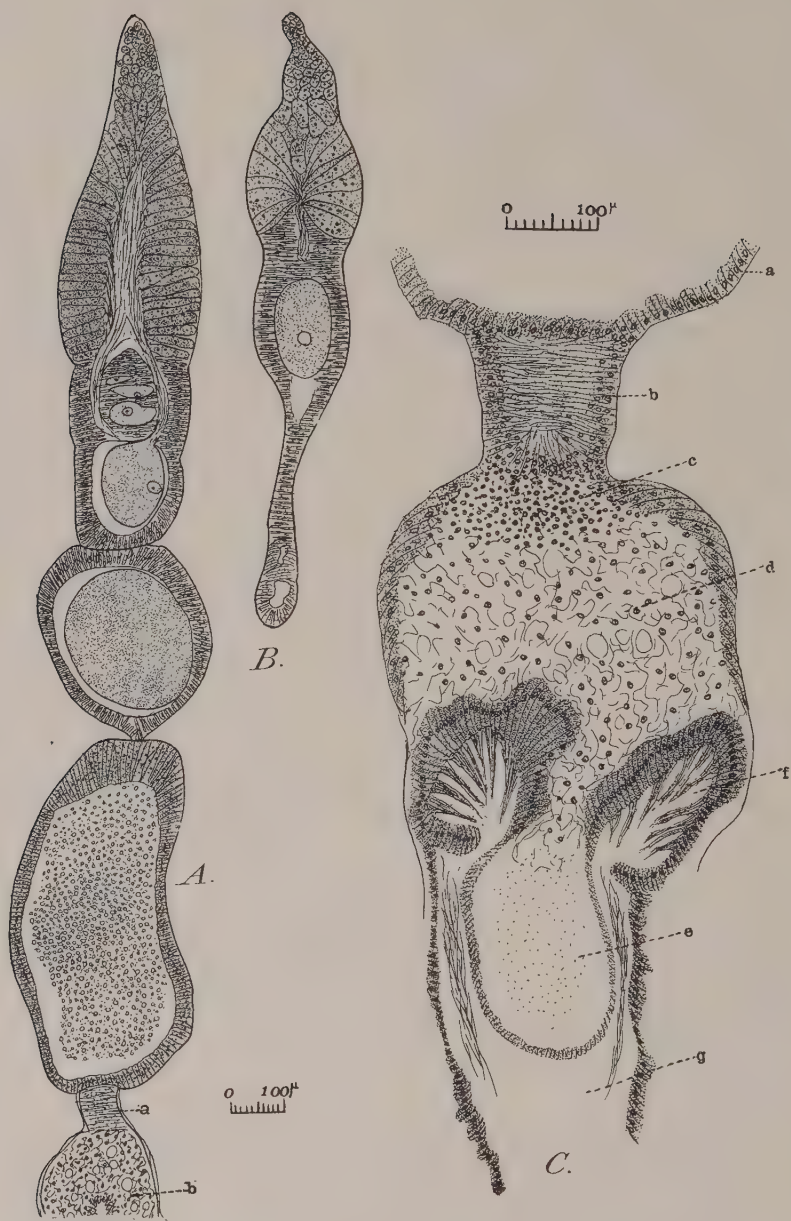


FIG. 17. — A, gaine ovarique de *R. prolixus*, âgé de trois semaines (30°, 2 repas) ; B, tube ovarique de *R. prolixus*, aussitôt après la naissance ; C, partie inférieure du dernier follicule et origine de l'oviducte ; a, follicule ; b, pédicule à cellules horizontales ; c, vacuole avec cellules et noyaux en dégénérescence ; d, chambre intermédiaire avec cellules libres ; e, partie postérieure de la chambre intermédiaire faisant saillie dans l'oviducte ; f, culs-de-sac latéraux de l'oviducte ; g, oviducte (*T. vitticeps*).

rière de cette poche vient faire hernie la partie initiale de l'oviducte, qui est un cul-de-sac ne communiquant jamais avec la poche placée au-dessus. La forme de ce *cæcum* est d'ailleurs fort variable. Il est un peu dilaté dans le cas de *Rhodnius*. Chez *Triatoma*, c'est une véritable chambre allongée dans le sens transversal et divisée en deux poches, par un organe saillant, jusque dans la lumière de l'oviducte. Cet aspect est tout à fait net dans le cas de *T. vitticeps*. La poche semble même être séparée de l'oviducte par un système particulier de valves (1) (fig. 17, C).

Il est certain que seul le cordon plein antérieur peut servir à l'accroissement du follicule. On trouve, en effet, des formes de passage entre ces deux formations. Quant à la partie postérieure, surtout en ce qui concerne la zone de granulations, elle représente plutôt ce qui reste du follicule précédent qui s'est désintégré après la ponte. Malheureusement, nous n'avons pas pu suivre les termes successifs de cette évolution et, en particulier, nous n'avons pas pu voir comment s'établissait la continuité entre le follicule et l'oviducte au moment du passage de l'œuf.

Uterus et vagin

L'oviducte commun, après un court trajet, aboutit à la partie antérieure et dorsale du vagin, mais il n'y débouche pas immédiatement et continue son parcours à mi-chemin de la vulve ; il contribue à renforcer cette paroi dorsale et on peut lui donner le nom d'utérus.

Le vagin est un organe large, fortement aplati dans le sens dorso-ventral. Sa face ventrale remonte en arrière de l'oviducte, cachant en partie les spermathèques ; elle est très mince. La paroi dorsale, au contraire, est épaisse et présente une musculature très développée, en particulier deux faisceaux très apparents qui la traversent en écharpe et viennent s'unir au niveau de la vulve.

Chez certaines femelles âgées, du genre *Triatoma*, le vagin, au lieu d'être aplati, est au contraire remarquablement globuleux, surtout ventralement et prend l'aspect d'un tronc de cône à sommet postérieur. La musculature de la face dorsale s'est complètement atrophiée et toutes les parois sont également minces et fragiles (fig. 18, A).

(1) Cette structure rappelle le cas des oviductes des mélophages, chez qui les spermathèques font défaut et qui présentent deux chambres ou atrium spermatiques. Après chaque passage de l'œuf, un nouvel accouplement est nécessaire (Berlese).

En coupe, on voit que l'utérus est un canal à lumière très étroite et tapissé de villosités. Il est entouré d'un épais manchon de fibres musculaires. Il présente un épithélium aplati et une intima chitineuse. Au niveau du vagin, l'intima chitineuse s'épaissit de plus en plus à mesure que l'on va vers la vulve (fig. 19).

La paroi ventrale du vagin est au contraire très mince et consti-

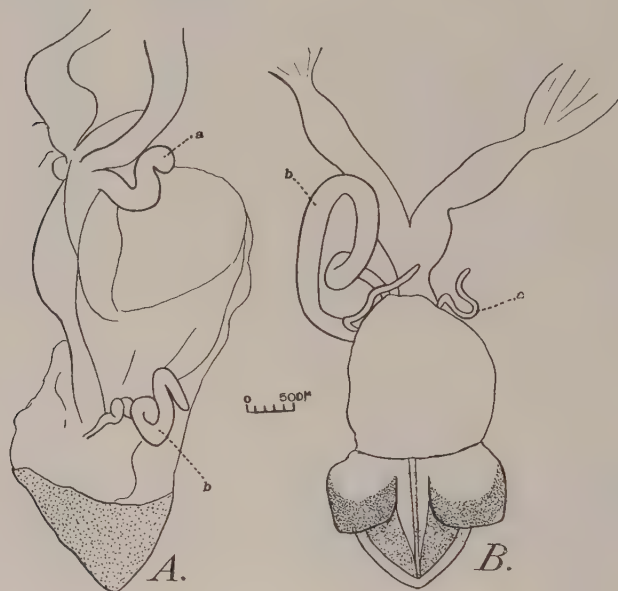


FIG. 18. — A, oviducte commun et vagin de *T. dimidiata* âgé (vue latéro-dorsale) ; a, spermatheque ; b, glande accessoire ; — B, oviductes et vagin de *Rhodnius prolixus* (vue ventrale) ; a, spermatheques ; b, glande accessoire.

tuée par un épithélium à petites cellules espacées, en forme de massue, et doublé par une membrane chitineuse plus épaisse. Vers la partie antérieure et surtout au niveau du cul-de-sac situé en arrière de l'oviducte, elle donne insertion à de puissantes fibres musculaires qui vont s'insérer sur les parois latéro-ventrales de l'abdomen. Puis, la membrane se replie vers l'arrière, pour venir se continuer avec le revêtement de l'utérus.

A sa partie postérieure, le vagin se rétrécit assez brusquement pour donner naissance à un étroit canal, à la base des pièces de l'armature génitale.

La direction de la partie inférieure du vagin est oblique en

arrière et dorsalement, celle de la vulve est d'abord oblique et dirigée vers la face ventrale, puis directement en arrière.

Spermathèques

Les triatomés présentent deux spermathèques qui sont petites et en nombre pair (Imms), « de couleur blanche ou crème, ayant la forme d'une « haltère » de diptère, mais avec une tige beaucoup plus épaisse » (Patton et Cragg).

Dans le genre *Triatoma*, la spermathèque présente toujours une partie renflée et un pédicule décrivant régulièrement une concavité antérieure et qui la rattache à l'oviducte commun. Il y a certaines variations de forme et de dimension chez les espèces que nous avons étudiées. Chez *T. rubrovaria*, elles sont très développées, piri-formes, situées un peu ventralement par rapport à l'oviducte commun et leur canal contourne la partie supérieure du vagin pour déboucher sur sa face latérale. Chez *T. vitticeps* et *T. dimidiata*, espèces plus grandes que *T. rubrovaria*, elles sont plus réduites et situées à peu près de la même façon (fig. 18, A, b).

Chez *T. protracta*, la spermathèque au lieu d'être globuleuse, presque sphérique, est allongée en forme de cylindre, son extrémité libre est à peine renflée, elle remonte très haut ventralement. Son canal est long et décrit une anse très marquée à concavité antérieure ; il débouche sur la face entéro-latérale de l'oviducte commun.



FIG. 19. — Coupe sagittale du vagin de *R. prolixus* ; a, oviducte commun, b, cul de sac ventral, c, portion dilatée.

Chez *Rhodnius prolixus*, les spermathèques sont de petite taille et difficiles à voir (fig. 18, B, b). Ce sont de simples petits tubes enroulés en tire-bouchon. Leur forme rappelle peu celle des triatomes. Elles sont comparativement un peu plus longues et, au lieu de se terminer en une poche, leur extrémité est pointue. Comme celles de *Cimex lectularius*, elles sont donc rattachées à l'oviducte sans interposition d'un pédicule rétréci.

Chez les triatomes, les spermathèques sont des organes simples dont le seul rôle est de contenir les spermatozoïdes et non de sécréter, en même temps, une substance particulière, comme la *portion spéciale* des spermathèques de certains coléoptères, orthoptères et même certains hémiptères hétéroptères. Il ne semble pas en effet y avoir de cellules glandulaires.

La structure des spermathèques est naturellement très variable suivant la période d'activité génitale. Chez la femelle jeune non nourrie, non fécondée, le canal efférent a une structure normale, mais le réceptacle séminal lui-même ne présente pas de cavité. C'est une masse solide constituée par des cellules arrondies et volumineuses avec un cytoplasme homogène. La future cavité est simplement indiquée par des espaces ou plutôt des fentes irrégulières ramifiées qui divisent l'amas cellulaire (fig. 20, D, E).

Nous n'avons pas pu constater à ce stade ce qui a été décrit chez *Cimex* par Berlèse et Cragg (1920). Lorsque la masse de sperme distend la cavité, l'épaisseur de ses parois se réduit. Mais, cependant, un certain nombre de masses cellulaires persistent sous forme de protubérances ou sont parfois même libres dans la lumière. Ce qui caractérise particulièrement *Cimex*, c'est que jamais la cavité de la spermathèque ne communique avec l'oviducte commun par aucun conduit visible (Cragg 1926). Cette communication semble d'ailleurs inutile, étant donné le mode de fécondation, les spermatozoïdes cheminant directement jusqu'au follicule ovulaire dans l'épaisseur de la paroi des oviductes.

Chez les triatomes, au contraire, le canal efférent de la spermathèque est toujours largement perméable et normalement constitué même à ce stade. Notons également que la distension par le sperme n'est pas nécessaire pour que ces réceptacles prennent l'aspect que nous allons décrire. Nous l'avons constaté aussi chez des femelles conservées un mois et demi sans fécondation à 30°. Chez les femelles vierges, il suffit d'un repas de sang pour passer au stade suivant d'activité génitale.

La portion dilatée de la spermathèque proprement dite a une large cavité. Sa paroi est alors formée par des cellules cylindriques extrêmement minces, filiformes. Après coloration par la méthode

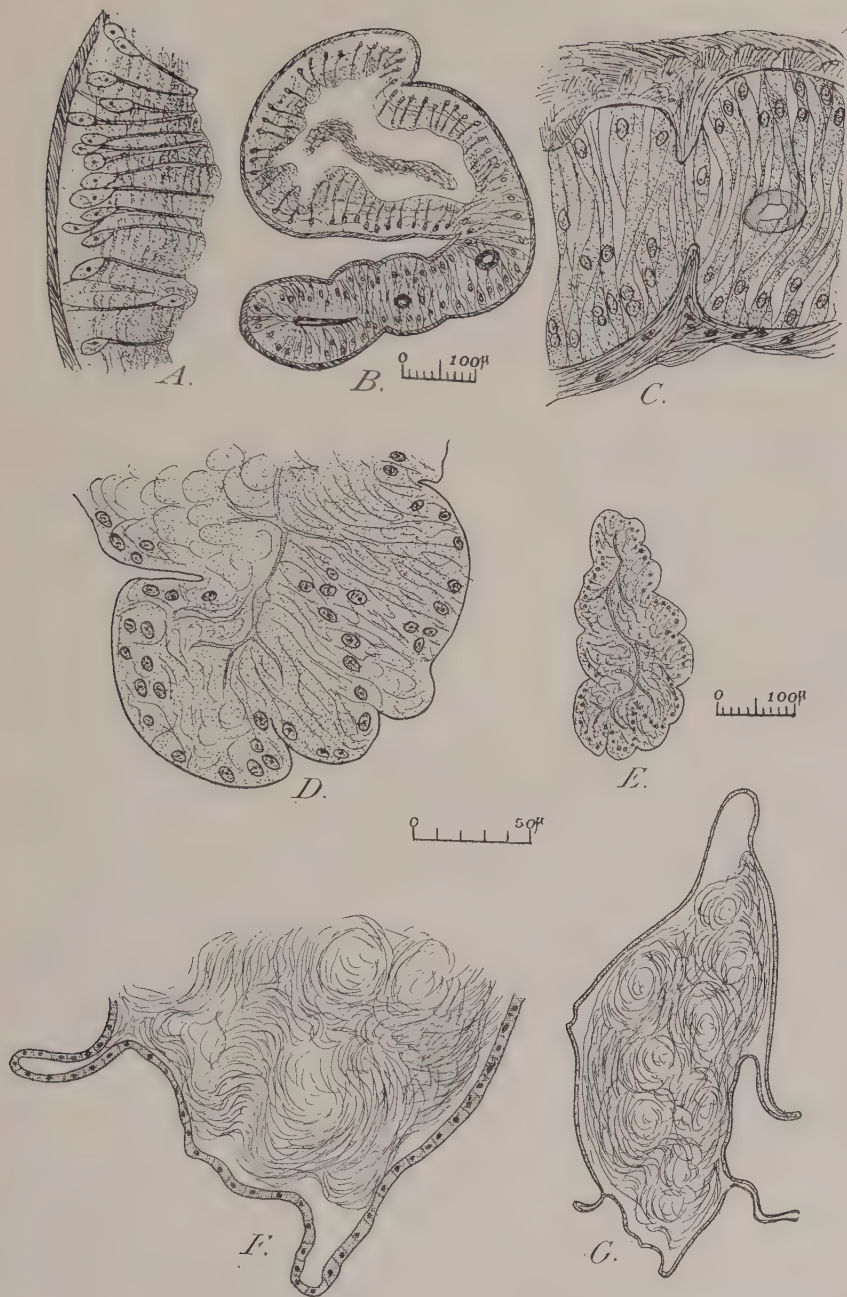


FIG. 20. — Spermathèques. A, paroi de la spermathèque de *Triatoma dimidiata*; B, coupe d'ensemble de la spermathèque et de son canal efférent; C, paroi du canal; D, E, spermathèque de *R. prolixus* aussitôt après la naissance; F, G, spermathèque de *R. prolixus* âgé (3 mois à 30°; repas tous les huit jours) (B, E et G; A, C, D et F au même grossissement).

de Mallory, on voit du noyau, qui est situé à la périphérie, se détacher un long filament, très grêle et qui s'avance presque jusqu'à la lumière du canal. Cette structure ne se voit pas sur les préparations colorées par l'hémalum. Il s'agit probablement d'un artifice de préparation dû à l'étroitesse des cellules (fig. 20, A, B).

On peut d'ailleurs s'en rendre compte en examinant les cellules du canal efférent qui sont identiques, mais où ces pseudo-filaments nucléaires n'apparaissent pas (C).

La structure de ce canal ne diffère de la spermathèque que par la présence d'une intima chitineuse épaisse qui borde sa lumière.

Enfin, à la période terminale de l'activité génitale, alors que les femelles pondent encore, mais des œufs stériles, les spermathèques se modifient de nouveau. Elles sont toujours remplies de sperme qui les distend et les rend plus globuleuses qu'à l'état normal, l'épaisseur de leur paroi ayant considérablement diminué et étant réduite à une couche de cellules longues et aplaties. Le canal de communication avec l'oviducte reste perméable et il conserve sa structure avec ses cellules hautes et étroites et son intima épaisse (F, G).

Chez des femelles n'ayant jamais été nourries et conservées à 30° pendant deux mois et fécondées par des mâles ayant vécu dans les mêmes conditions, les parois de la spermathèque conservent leur épaisseur, mais le réservoir est rempli d'une substance mucoïde, le sperme étant resté dans le canal efférent. Remarquons que la présence de spermatozoïdes confirme ce que nous avons observé sur la possibilité de la fécondation avant tout repas de sang.

Cragg (1926), notant que les spermathèques de *Cimex* ne présentaient pas d'intima chitineuse, s'est demandé si elles avaient la même origine que celles des autres insectes qui sont des invaginations de l'ectoderme, et a proposé de les considérer comme des expansions de l'oviducte commun, d'origine mésodermique. En ce qui concerne les triatomés, la structure du canal efférent des spermathèques ne permet pas d'adopter cette opinion.

Glande accessoire

Il existe chez certains hémiptères des glandes accessoires bien développées, « Accessory glands, two or three in number and either tubular or globose are of general occurrence » (Imms).

Chez les triatomés, il n'en existe qu'une, plus ou moins développée, située à la partie dorsale du vagin. Elle débouche, par un

canal cylindrique, entre le rectum et l'orifice vulvaire, sur la ligne médiane.

Cependant, il y a de grandes différences entre *Rhodnius* et *Triatoma*. Chez *Rhodnius*, ce canal présente à peu près 2 mm. de longueur, chez la femelle bien développée, 1 mm. et demi environ chez la femelle vierge. La glande elle-même est longue de 6 mm. au moins. D'ailleurs, ces dimensions sont variables, suivant le spécimen observé. La glande est aplatie en forme de ruban, de languette, large de 0 mm., 3 environ. Elle est enroulée sur elle-même à la face dorsale de l'oviducte commun et de l'utérus, parfois, elle contourne la face latérale de l'utérus et son extrémité se trouve alors située ventralement (fig. 16).

Chez *Triatoma* cette glande est infiniment plus réduite et difficile à voir. Sa longueur est de 2 mm. seulement en comprenant le canal excréteur (fig. 18, A, b).

La structure de cette glande est particulière et rappelle ce que l'on décrit chez certains insectes sous le nom de glande secondaire. Au centre, se trouve un canal cylindrique dont les parois sont extrêmement épaisses et chitineuses. Ce canal est perforé d'une infinité de petits orifices par où débouchent de multiples canalicules venant des glandes. La surface externe du canal est tapissée par un épithélium fin dont on aperçoit les noyaux (fig. 21, A, B).

A l'extérieur, se trouve la glande proprement dite. Elle est entourée d'une membrane péritonéale et renferme un grand nombre de cellules glandulaires mesurant 20 μ de diamètre, arrondies. Le noyau est refoulé contre la membrane par une large vacuole, qui occupe toute la cellule, remplie d'une sécrétion qui se colore en violet par le Mallory (C).

De chaque cellule part un canalicule individuel dont on peut suivre le mode d'abouchement. La vacuole remplie de sécrétion présente une zone centrale, arrondie ou semi-lunaire, d'une couleur violette, plus pâle, et où le canalicule prend naissance sous forme d'entonnoir. Avant de quitter la vacuole, il présente une portion dilatée à parois épaisses, puis sort de la cellule en se dilatant parfois une seconde fois avant de prendre son calibre normal. Chacun de ces ensembles sécréteurs est entouré d'une fine membrane qui se moule exactement sur elle et accompagne le canal pendant tout son trajet.

Dans la partie moyenne de la glande, les cellules sécrétrices sont moins nombreuses, moins tassées les unes contre les autres. L'espace est surtout rempli par les canalicules chitineux dont la densité croît au fur et à mesure que l'on s'approche du canal central. Les

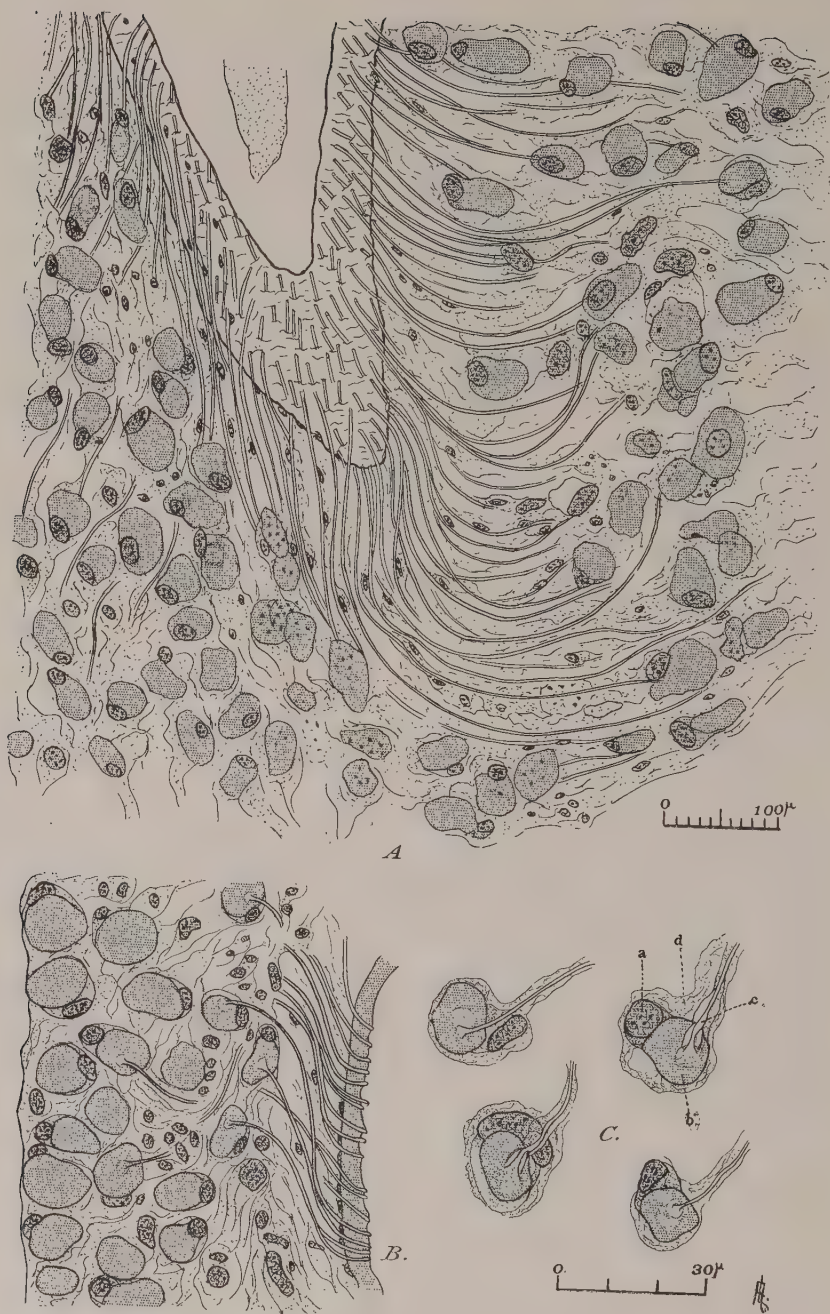


FIG. 21. — A et B, glandes accessoires de *Rhodnius prolixus*, montrant les cellules sécrétrices et les canaux excréteurs débouchant dans la lumière centrale, à parois fortement chitineuses, de la glande ; C. détail des cellules sécrétrices ; a, noyau ; b, vacuole sécrétrice ; c, canal excréteur ; d, gaine conjonctive entourant la cellule et accompagnant le canal.

intervalles sont remplis par un fin tissu conjonctif, surtout serré le long des canaux.

Le canal excréteur est cylindrique au lieu d'être aplati et rubanné comme la glande. Son diamètre est de $50\ \mu$ environ. Il est entouré d'une épaisse couche de fibres musculaires longitudinales qui atteint également $50\ \mu$. En dedans, on trouve un épithélium à noyaux aplatis et enfin une intima chitineuse épaisse.

Sur une coupe longitudinale (fig. 22), on voit que ce canal excréteur est formé de segments chitineux épais présentant des renflements annulaires, au niveau desquels s'insèrent des faisceaux musculaires longitudinaux extrêmement puissants.

Cette glande peut être qualifiée de « mucipare », « colletériale », ou « sébifique ». Sa structure rappelle un peu celle des glandes pygidiales de certains coléoptères ou des glandes à venin des hyménoptères et la paroi de la spermatèque de certains insectes, qui peut alors faire office de glandes accessoires quand elles font défaut.

Le rôle de cette glande ne peut être que d'enduire les œufs de leur sécrétion pour leur permettre d'adhérer au substratum. Il n'y a rien d'étonnant à ce qu'elle soit

très développée chez *Rhodnius*, dont on trouve les œufs toujours fixés, et qu'elle soit infiniment réduite dans le genre *Triatoma*, bien qu'étant fonctionnelle et présentant exactement la même structure.



FIG. 22. — Glande accessoire de *R. prolixus* et son canal excréteur (en bas).

CHAPITRE V

ORGANES GÉNITAUX MALES

Chez les hémiptères, la disposition des organes génitaux est différente chez les hétéroptères et les homoptères. Cependant, classiquement, on considère que les hétéroptères se rapprochent assez d'un type commun avec les orthoptères et chez certains d'entre eux (scutellerides), le type correspond exactement à celui des acridiens. Mais il suffit de comparer par exemple les cimicidés et les réduvidés pour voir les différences considérables qui existent entre les différents groupes.

L'anatomie des organes génitaux des hémiptères a été l'objet d'un certain nombre de travaux (Dufour 1833, Berlese 1898). Mais c'est surtout le genre *Cimex* qui a été étudié, en particulier par Landois (1869), Murray (1914), Berlese, Christophers et Cragg (1922).

Nous n'avons pas étudié les testicules chez les triatomes. Signalons simplement qu'ils sont formés de six tubes divergeant à partir d'un même point central. Deux tubes longs et épais (16 mm. sur 0 mm., 7) et quatre tubes plus courts et grêles (3 mm., 2) (fig. 23, G). Le canal déférent présente au milieu de son trajet une portion dilatée cylindrique, véritable réceptacle séminal et dont les dimensions sont variables suivant l'âge, la période d'activité génitale de l'insecte. Nous l'étudierons avec les glandes accessoires à différents stades.

Glandes accessoires

Ces glandes sont très développées chez les triatomes.

Chez eux, il y a quatre glandes se réunissant en étoile en un point commun, trois sont larges et la quatrième est grêle. Il y en a toujours une qui est isolée et dirigée en avant. Du point de jonc-

tion central part un canal qui se dilate à son extrémité terminale et qui reçoit à ce niveau le canal déférent.

Leur disposition est uniforme chez les triatomes que nous avons étudiés et l'on peut prendre comme type les glandes de *T. dimidiata*. Il y a une glande qui est dirigée en avant et qui, à sa base, est large de 1 mm. Elle est conique, longue de 3 mm. 7. Les deux autres glandes coniques sont dirigées parallèlement en arrière, prolongeant l'axe de la glande antérieure ; elles sont un peu plus courtes (2 mm. 8). La quatrième glande est deux fois moins large que les précédentes (0 mm. 4), mais plus longue (5 mm.). A son origine, elle est dirigée en dehors, puis elle contourne vers l'arrière la face externe de la glande externe et se retourne pour entourer son pôle postérieur (fig. 23, F).

Le canal excréteur commun à ces glandes se dirige en arrière entre les deux glandes postérieures, puis au niveau de leur pôle postérieur se recourbe en dedans à angle droit puis de nouveau en arrière au voisinage de la ligne médiane.

Le canal déférent est d'ailleurs étroitement adhérent aux diverses parties de ce système glandulaire. Il longe le bord interne de la glande antérieure, puis la face interne, puis dorsale de la glande postérieure interne ; il continue en longeant la portion transversale du canal excréteur par rapport auquel il se place ensuite ventralement avant de se fusionner avec lui en un canal éjaculateur.

Chez *Rhodnius*, la disposition réciproque des glandes est à peu près la même, mais leur forme est assez différente. Elle varie d'ailleurs considérablement à chaque période de l'existence de l'insecte.

Au moment où il est en pleine maturité, ces glandes présentent l'aspect suivant : il existe comme chez les triatomes une glande dirigée antérieurement, cylindrique, à extrémité arrondie et un peu effilée, mesurant 2 mm. 8 de long et 0 mm. 7 de large, qui est également accolée au canal déférent, et trois autres glandes postérieures. L'externe et l'interne sont volumineuses et nettement cylindriques, recourbées à angle droit à leur extrémité. Elles mesurent 0 mm. 8 de diamètre et 6 mm. 4 de long. La glande médiane postérieure est moins épaisse, moins longue (4 mm. 6) et présente une partie distale nettement plus rétrécie, alors que c'est la glande externe qui est la plus grêle et la moins rétrécie chez *Triatoma*.

Le réceptacle séminal présente des dimensions beaucoup plus importantes que chez *Triatoma*, et c'est un véritable cylindre long de 4 mm. 2 et large de 0 mm. 6 à cette période (fig. 23, C, D).

Il y a aussi une différence importante de structure entre les diverses glandes. Chez *Triatoma*, après fixation, les quatre glandes sont des tubes à parois minces, transparentes, non rigides. Chez

Rhodnius, les trois glandes antérieures, postérieures externe et interne se présentent ainsi, tandis que la moyenne postérieure semble avoir des parois rigides, épaisses, non transparentes, exactement comme le canal excréteur commun et le canal déférent.

Chez le *Rhodnius* âgé, à la fin de la période d'activité génitale (4 mois à 30°, avec repas de sang tous les huit jours), on constate une régression dans les dimensions de ces glandes. L'antérieure présente 2 mm. 5 de long, 350 μ de large, les deux postérieures présentent respectivement 4 mm. 5 de long et le même diamètre ; la médiane postérieure est réduite également à 3 mm. 1 de longueur. Le réceptacle séminal est lui aussi très réduit (2 mm. 4 de long et 320 μ de large, fig. 23, E).

Enfin chez des mâles n'ayant jamais été nourris et conservés à 30° pendant deux mois, nous avons observé que les glandes étaient de taille encore plus réduite (2 mm. 3 sur 200 μ pour la glande antérieure, respectivement 3 mm. 2 sur 175 μ , 3 mm. 7 sur 200 μ , 2 mm. 5 sur 90 μ pour les glandes postérieures). Notons que, contrairement à ce qui se passe chez l'adulte à la fin de son activité génitale, les dimensions du réceptacle séminal sont grandes et tout à fait disproportionnées avec celles des glandes (4 mm. 2 sur 400 μ). Malgré l'absence de nourriture sanguine, ce réceptacle a pu acquérir presque son plein développement (fig. 23, A, B).

Histologiquement, ces deux ordres de glandes ont une structure un peu différente. Les trois glandes à parois minces sont formées d'une seule assise de cellules hautes, cylindriques, leur base repose sur une couche de tissu conjonctif très mince entouré d'une couche de fibres musculaires également très réduite. Le sommet de ces cellules est indistinct, granuleux, sans démarcation nette avec la lumière de la glande. La glande opaque présente des cellules un

Légende de la figure 23

Fig. 23. — A et B, organes génitaux de *R. prolixus* à jeun pendant deux mois à 30° (en B, le réceptacle spermatique a été rabattu en dehors) ; a, réceptacle spermatique ; b, glande antérieure ; c, glande externe ; d, glande moyenne ; e, glande interne ; f, canal excréteur commun ; — C et D, glande accessoire de *R. prolixus* en pleine activité génitale (face dorsale et face ventrale) ; a, glande postérieure moyenne ; b, réceptacle séminal ; — E, organes génitaux mâles de *R. prolixus* à la fin de l'activité génitale (vue dorsale) (4 mois à 30°) ; a, réceptacle séminal atrophié ; — F, organes génitaux de *Triatoma dimidiata* (lettres comme en A) ; G, testicule de *R. prolixus*, montrant les deux tubes épais, longs, et les quatre tubes courts et grêles ; H, réceptacle séminal de *R. prolixus* adulte, non nourri ; I, réceptacle de *R. prolixus* en pleine activité génitale ; J, terminaison des canaux déférents et des canaux excréteurs des glandes de *T. dimidiata* (vue ventrale) ; a, canaux excréteurs ; b, canaux déférents ; c, partie dilatée des canaux excréteurs.



FIG. 23

peu plus larges, pyramidales, et à leur sommet arrondi reste adhérente une goutte de sécrétion.

La nature de la sécrétion est également différente dans les deux

ordres de glandes : dans les premières, par la méthode de Mallory, elle est colorée en violet foncé ; dans la seconde, en bleu pâle.

Chez les mâles sacrifiés aussitôt après leur naissance, on constate que les glandes montrent des cellules sécrétrices actives sur les deux tiers de leur longueur. Lorsque l'animal est en pleine activité (21 jours à 30°, nourri tous les huit jours), le calibre en devient énorme et les parois en sont très minces. Seule la portion tout à fait distale, le fond, conserve ses cellules intactes. Chez les animaux plus âgés (90 jours à 30°, nourris tous les huit jours), le calibre se réduit de nouveau et il est fréquent de trouver un épithélium sécréteur bien développé.

Enfin chez les mâles qui n'ont jamais été nourris, conservés pendant deux mois à 30°, l'épithélium sécréteur peut parfois persister.

Canaux éjaculateurs

Au moment où les deux canaux excréteurs et les deux canaux déférents pénètrent à travers l'orifice antérieur du 9^e segment, les premiers étant ventraux par rapport aux seconds, leur structure s'est beaucoup modifiée. En coupe, il est impossible de les distinguer les uns des autres : leur diamètre est exactement le même. Ils sont entourés par un manchon de fibres musculaires concentriques dont l'épaisseur est égale au diamètre de la partie centrale. L'épithélium est formé par une assise de cellules, tantôt basses, tantôt très hautes et faisant saillie dans la lumière centrale : leur disposition donne à ce canal un aspect étoilé (fig. 24).

Bientôt au canal glandulaire fait brusquement suite une dilatation en forme de long réservoir cylindrique long de 1 mm. 2 environ, large de 250 μ chez *T. dimidiata* (fig. 23, J). Le canal semble y déboucher à la partie tout à fait ventrale de son extrémité antérieure et parfois sur sa face ventrale. En réalité, comme le montrent les coupes transversales, le canal excréteur ne s'y ouvre pas

Légende de la figure 24

FIG. 24. — Terminaison des canaux déférents et des organes excréteurs (voir fig. 14, D et E) ; *a*, canal déférent ; *b*, canal excréteur des glandes ; *c*, organe cylindrique et *d*, glande interne ; *a' b' c' d'*, les mêmes pour le côté opposé du corps ; — A, les deux canaux et le cul-de-sac supérieur de l'organe cylindrique ; B, fusion du canal excréteur et de l'organe cylindrique dans lequel apparaît le pôle supérieur de la glande interne ; C, D, E, le canal excréteur s'intègre dans la paroi de l'organe cylindrique et descend au milieu de la glande ; F, le canal déférent *a* s'accôle à son tour à *c* ; G, le canal déférent *a*, a pénétré à l'intérieur de *c* et s'est fusionné avec *b* ; *a'*, *b'*, *c'*, les mêmes du côté opposé ; H, les deux systèmes opposés s'accolent pour former en I le canal éjaculateur, à peine visible au milieu de la masse cellulaire *d'*, qui se terminera librement dans la chambre éjaculatrice *abc a' b' c'*.

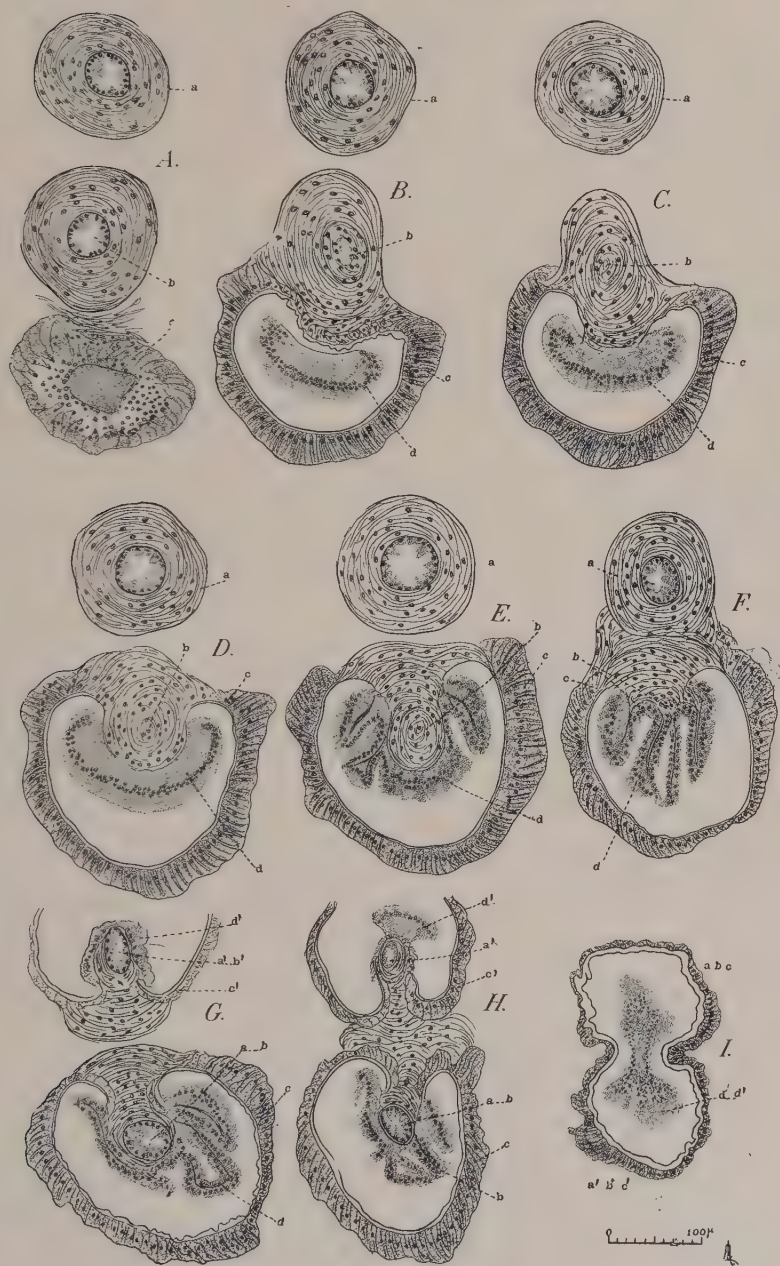


FIG. 24

immédiatement, mais reste accolé à lui sur une certaine longueur.
L'épithélium de cette portion dilatée est constitué par des cel-

lules hautes et étroites, séparées par des espaces clairs. La lumière centrale est bordée par une intima chitineuse épaisse. L'épithélium a disparu à l'endroit où le canal excréteur est accolé à lui. La couche musculuse de ce canal, dont la structure n'a pas varié, est donc soudée directement à l'intima.

A un moment donné, on voit apparaître dans la lumière de la portion dilatée un îlot épithélial qui s'accôle ensuite à la paroi située contre le canal excréteur des glandes accessoires. Cette masse épithéliale représente le pôle supérieur libre d'une sorte de masse glandulaire avec un canal dans la lumière duquel s'ouvrira plus bas le canal excréteur, et qui pourrait être comparée à ce que les anciens appelaient la glande prostatique (Dufour).

Elle s'étale transversalement, prend en coupe un aspect réniforme, puis finit par adhérer à la paroi musculaire du canal excréteur. Celui-ci a pénétré dans la poche et fait saillie dans sa cavité. La lumière se rétrécit de plus en plus.

Plus bas, cette sorte de glande présente bientôt latéralement deux dépressions longitudinales lui donnant en coupe l'aspect d'un trèfle. La feuille centrale de ce trèfle est creusée d'un canal offrant du dedans au dehors la structure suivante : la lumière centrale est bordée d'une intima assez épaisse sur laquelle s'appuie une rangée de cellules hautes et minces. Le tout est entouré de quelques fibres musculaires circulaires. Et en dehors on trouve la couche épithéliale épaisse, sorte de glande qui sécréterait non pas à l'intérieur, mais à l'extérieur, dans la cavité du canal cylindrique.

A son tour, le canal déférent va s'unir à la portion dilatée, au niveau de l'union du tiers moyen et du tiers inférieur, exactement de la même façon que le canal excréteur des glandes ; c'est-à-dire qu'il s'intègre peu à peu dans la paroi et finit par déboucher par une lumière infiniment étroite dans le canal excréteur complètement modifié. Il a perdu son enveloppe musculaire. C'est une simple fente bordée d'une couche de cellules, occupant toute la longueur de la feuille médiane de la glande en trèfle.

Plus en arrière, les portions dilatées s'accolent à celle du côté opposé. La fusion se fait par la face interne de sorte que les deux canaux communs de chaque côté se trouvent accolés dos à dos et séparés par un septum fibro-musculaire. Ils se fusionnent à leur tour et cette partie centrale finit par s'isoler et pendre librement dans la cavité unique formée par la fusion des deux chambres cylindriques. C'est à cette partie seulement, où débouchent les canaux génitaux droit et gauche, que l'on peut donner le nom de canal éjaculateur ou plutôt de chambre éjaculatrice. Elle communique avec le sac qui constitue l'organe copulateur.

CHAPITRE VI

MORPHOLOGIE DE L'ŒUF DES TRIATOMES

L'œuf des insectes, au moment de la ponte, est composé d'une masse protoplasmique entourée d'une membrane vitelline et d'un chorion ayant son origine dans les cellules épithéliales des gaines ovariques. Ce chorion est parfois homogène, souvent, il présente une structure très particulière. D'après Leydig (1867), les cellules épithéliales de la gaine envoient de petits prolongements protoplasmiques contre la surface de l'œuf ; entre eux se dépose un liquide visqueux qui se solidifie et forme le chorion. Ce chorion est perforé de canaux poreux qui ne sont donc que la trace de ces prolongements.

Dans d'autres cas, il est formé par deux couches, un exochorion et un endochorion, unis par de petits trabécules perpendiculaires à la surface. Cette surface externe de l'œuf est presque toujours marquée de champs hexagonaux correspondant à l'empreinte des cellules de la gaine ovarique.

Les œufs des hémiptères hétéroptères présentent une grande diversité de forme, de structure, de couleur. Chez plusieurs familles, il y a un opercule qui se détache au moment de l'éclosion. Au pôle supérieur, particulièrement chez les *Pentatomidæ*, *Tingidæ* et les *Reduviidæ*, il y a un cercle d'appendices dépendant du chorion placés autour du bord de l'opercule. Leuckart leur a donné le nom de coupes séminales, croyant qu'ils permettaient l'entrée des spermatozoïdes dans l'œuf. D'autres les considèrent comme un mécanisme destiné à assurer l'accès de l'air.

Chez les hémiptères, aquatiques particulièrement, le chorion de l'œuf se compose de deux couches : un exochorion et un endochorion. Mais tandis que chez les sus-aquatiques (R. Poisson, 1924), l'exochorion est homogène, à surface presque lisse, chez les aquati-

ques vrais il est sillonné de nombreux canalicules et sa surface est recouverte de dessins polygonaux correspondant à l'empreinte des cellules folliculaires ; l'endochorion est poreux. Les canalicules de l'exochorion sont nombreux, grêles, linéaires chez les *Corixidæ*, chez certains *Naucoridæ* les dessins polygonaux sont plus accusés, les canalicules plus larges, parfois la coque, au contraire, est lisse (*N. cimicoïdes*,) chez les *Nepidæ* il existe des protubérances ayant à leur extrémité de petits pores terminant de fins canaux ; chez certains notonectes, il y a même, dans l'exochorion, des espaces vacuolaires.

Enfin, l'appareil micropylaire est situé, pour beaucoup d'auteurs, dans la région antérieure de l'œuf. R. Poisson, revenant sur sa première opinion (1923) a établi, pour les hémiptères aquatiques, que chez les *Nepidæ* par exemple, le micropyle constituait une petite plage postérieure sur la surface ventrale de l'œuf ; chez les *Corixidæ*, son emplacement existe à mi-distance de la région céphalique et du disque de fixation.

En ce qui concerne les réduvidés hématophages, peu de chose a été écrit sur la structure de leurs œufs. On a donné leurs dimensions, on a reproduit leur forme générale, on a constaté que la forme de l'œuf de *Rhodnius* était un peu particulière, on a insisté sur leur coloration, mais les détails plus précis manquent. Heydemann (1911) a décrit chez *T. sanguisuga* le système de fermeture.

Nous avons cherché à vérifier si ces œufs présentaient les mêmes caractères que ceux des autres hémiptères et nous avons constaté que l'exochorion de l'œuf et du clapet présentait souvent une structure, une ornementation caractéristique, constante la plupart du temps, et qui permettait, dans une certaine mesure, de distinguer les différentes espèces les unes des autres.

Caractères généraux. — La forme est assez variable. En général, les œufs de *Triatoma* sont allongés, ovoïdes, absolument symétriques par rapport à un axe longitudinal. Il est impossible de distinguer chez eux une face ventrale et une face dorsale. L'œuf de *Rhodnius* fait exception à la règle et diffère des autres par sa forme particulière : il est asymétrique et présente une sorte de rétrécissement bien marqué ou col au niveau de son pôle supérieur.

Tous les œufs de triatomes sont operculés. Le clapet est fixé au pourtour de l'orifice par un dispositif sur lequel nous insisterons plus loin. Ce clapet présente une structure qui rappelle souvent celle du chorion du corps de l'œuf, les caractères y sont parfois mieux marqués encore. Enfin, dans certains cas (*T. protracta*), il offre une structure tout à fait bizarre, qui fait peut-être la transition

entre les œufs de triatomes à pôle céphalique dépourvu d'appendices et ceux des hémiptères, qui en présentent de plus ou moins développés.

On a remarqué également la façon dont les œufs étaient pondus. Dans le cas de *Rhodnius*, les œufs sont réunis par groupes fixés au support. On est d'accord pour reconnaître que ce phénomène est dû à une sécrétion particulière. Chez les triatomes, au contraire, les œufs sont isolés et libres, n'adhérant jamais. Nous avons constaté que cette différence était due à la présence d'une glande sébifique très développée chez *Rhodnius* et, au contraire, tout à fait rudimentaire chez les triatomes. Il y a une seule exception : nous avons constaté que chez *Triatoma protracta*, les œufs sont soit libres, soit fixés au support de buvard, et même souvent à la paroi de verre du tube d'élevage, ce qui ne se voit que rarement chez *Rhodnius* ; mais cette fixation est toujours moins énergique que chez *Rhodnius*.

Les œufs de *Rhodnius* sont mats, rugueux, alors que ceux des triatomes sont brillants, exception faite cependant pour ce même *T. protracta*, dont certaines femelles présentent cette particularité remarquable de pondre tantôt des œufs brillants et lisses, tantôt des œufs mats et rugueux (voir page 76).

Nous n'avons nettement vu le micropyle que chez *T. protracta*, sous forme d'une plage, où les empreintes des cellules folliculaires sont à peine marquées, située à mi-hauteur de l'œuf.

Membrane interne. — Les œufs des réduvidés présentent une membrane interne qui double le chorion. Chez les triatomes, le chorion est épais, chitineux ; après traitement par la potasse, il s'assouplit mais reste résistant. La membrane, au contraire, est fragile et mince, intimement unie au chorion, on peut cependant la cliver ou l'arracher dans l'œuf après la sortie de l'embryon. Dans la potasse, elle se détache complètement et peut parfois s'évaginer à l'extérieur.

Chez *Rhodnius prolixus*, il en va tout autrement. Examinant l'intérieur de l'œuf après l'éclosion pour rechercher cette membrane, nous ne l'avons jamais trouvée. Nous pensions qu'elle pouvait s'en aller avec l'embryon et constituer peut-être une des membranes embryonnaires de la larve, en particulier la mue ovulaire que nous avons déjà décrite (1934). Mais en traitant par la potasse, nous avons constaté que, à l'inverse des autres réduvidés hématophages, c'est le chorion qui est constitué par une mince pellicule et la membrane, au contraire, qui est épaisse et résistante.

En général, la membrane est absolument lisse : les surfaces

polygonaux du chorion ne laissent pas sur lui leur empreinte, sauf dans le cas de *Rhodnius*, qui, une fois de plus, se distingue nettement des autres espèces.

Clapet. — Le clapet est le plus souvent bombé, parfois très aplati ou, au contraire, conique (*T. infestans*). Il a, en général, la même structure que le chorion, en ce sens qu'il présente à la partie centrale et à son voisinage les empreintes des cellules de la gaine ovarique, avec les mêmes ornements et les mêmes caractères particuliers, s'il y a lieu.

À la partie périphérique, les empreintes font défaut et la bordure du clapet se renfle en un bourrelet épais.

La face inférieure du clapet est doublée également par une membrane que l'on peut facilement détacher après traitement dans une solution de potasse. Elle tapisse exactement la concavité du clapet, mais n'atteint pas cependant le bord du bourrelet périphérique ; elle est arrêtée par un rebord circulaire plus ou moins marqué à la face inférieure de l'opercule. Enfin, presque toujours la périphérie de cette membrane est épaissie et est parcourue par un fin réseau de canalicules aérifères.

Système de fermeture. — Le chorion présente, au pourtour de l'orifice, un dispositif de fermeture assez particulier, permettant une adaptation parfaite, hermétique, du clapet. Ce pourtour est nettement épaissi. Il est creusé d'une sorte de gouttière qui montre une armature de renforcement consistant en de petits arceaux chitineux très nets, (*chorial processes* de Heydemann), aplatis en spatule à chacune de leurs extrémités, épousant exactement la concavité de la gouttière et distants les uns des autres de 20 à 25 μ environ. Cette rainure est destinée à recevoir le rebord circulaire de la face inférieure du clapet, tandis que le bourrelet périphérique s'adapte parfaitement au bord épaissi de l'orifice, en dehors de la gouttière.

La gouttière décrite ci-dessus est toujours formée aux dépens du chorion, même dans le cas de *R. prolixus*, où cette membrane est particulièrement délicate : elle s'épaissit alors fortement au voisinage de l'orifice.

La membrane interne double-t-elle complètement l'œuf et le clapet ? Ce qui rend cette étude difficile, c'est que, même au moment où l'œuf est pondu, le clapet s'enlève facilement. Les fixateurs forts et surtout celui de Carnoy, au chloroforme, le chassent littéralement, ainsi qu'une partie du contenu de l'œuf parfois. Le meilleur procédé consiste à perforer le pôle inférieur de façon à permettre au fixateur et à la paraffine de pénétrer. On constate alors que la mem-

brane interne de l'œuf et du clapet ne sont qu'une seule et même enveloppe. Mais elle est fortement adhérente au clapet et au pourtour de l'orifice, de sorte qu'elle se rompt toujours entre ces deux points, quand le clapet se détache. La ligne de rupture est tellement nette, l'adhérence est tellement parfaite au pourtour de l'orifice de l'œuf, que l'on a vraiment l'impression qu'il s'agit de deux membranes séparées.

Coloration. — Le chorion est toujours incolore. Mais l'œuf, ou plutôt la masse vitelline vue par transparence, est le plus souvent pigmentée. Les œufs sont parfois jaune clair au moment de la ponte (*T. vitticeps*, *T. dimidiata*), ou bien complètement blancs (*T. protracta*). Par contre, l'œuf de *Triatoma rubrovaria* est rose pâle, alors que celui de *Rhodnius prolixus* est rose foncé. Ces teintes se modifient d'ailleurs au fur et à mesure que la maturation progresse, sauf dans le cas de *T. protracta*, qui reste incolore ou à peine grisâtre, jusqu'à l'éclosion.

Rhodnius prolixus

L'œuf de *Rhodnius prolixus* mesure de 17 à 1.800 μ du centre du clapet au pôle inférieur. Mais il est asymétrique en ce sens que le diamètre de son orifice fait un angle assez important avec son axe vertical. Du pôle inférieur au pourtour de l'orifice, il a 1.600 μ de hauteur dans sa partie moyenne, 1.700 μ dans sa partie la plus haute, 1.520 μ dans sa partie la plus basse. Sa largeur est de 820 μ à 860 μ . L'asymétrie ne porte que sur sa partie tout à fait supérieure. Dans l'ensemble, il est régulièrement ovoïde, bien que la face la plus haute paraisse plus convexe que l'autre. De plus, l'embryon en place a sa tête logée près de l'orifice, dans l'angle aigu formé par le grand côté et le clapet, son abdomen correspondant à ce côté convexe, son dos tourné vers la face presque plane du chorion. C'est le contraire de ce que l'on voit chez les insectes à œufs asymétriques : le dos de l'embryon correspond toujours au côté convexe.

L'œuf de *Rhodnius* est aussi caractérisé par la présence d'un col mesurant 80 μ de hauteur. C'est le seul exemple que nous connaissons chez les réduvidés hématophages, dont le bourrelet épais bordant l'orifice fait toujours suite, sans transition, à la surface du chorion.

Sa couleur, de rose pâle au moment de la ponte, devient rose assez foncé au moment de l'éclosion. Il est donc difficile, sans

regarder au microscope, à moins que ce ne soit peu de temps avant l'éclosion, de savoir à quel degré de maturation il se trouve, chose facile avec les autres œufs de triatomés. Il paraît mat, un peu

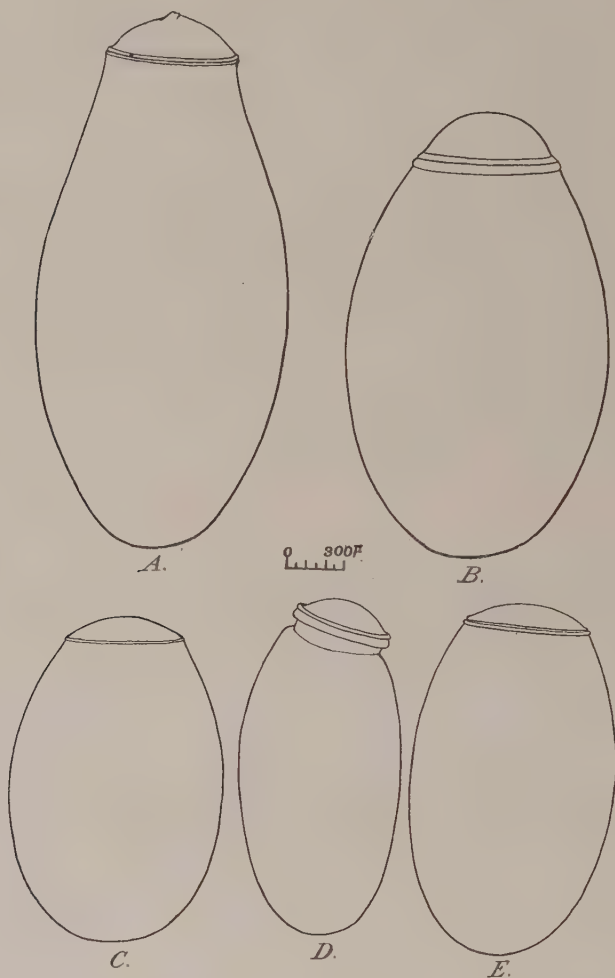


FIG. 25. — Œufs de Triatomés : A, *T. infestans* ; B, *T. vitticeps* ; C, *T. rubrovaria* ; D, *Rhodnius prolixus* ; E, *T. dimidiata*.

moins cependant que l'œuf de *T. protracta*. Examiné à un fort grossissement, le chorion présente des surfaces polygonales, empreintes des cellules épithéliales des gaines ovariques. Au niveau de chacune de ces aires, vers son milieu, on voit une petite ouverture arrondie donnant accès à une sorte de dépression ou cavité.

Parfois, du fond de cette cavité, part un canalicule extrêmement grêle, qui chemine dans l'épaisseur du chorion. En coupe, ces cavités largement ouvertes à l'extérieur offrent l'aspect de petits entonnoirs dont les orifices sont presque juxtaposés.

Enfin, nous avons signalé que la membrane interne présentait également des dépressions en coup d'ongle au milieu de chaque aire hexagonale, correspondant aux cavités du chorion.

Le clapet de l'œuf présente aussi un quadrillage caractéristique,

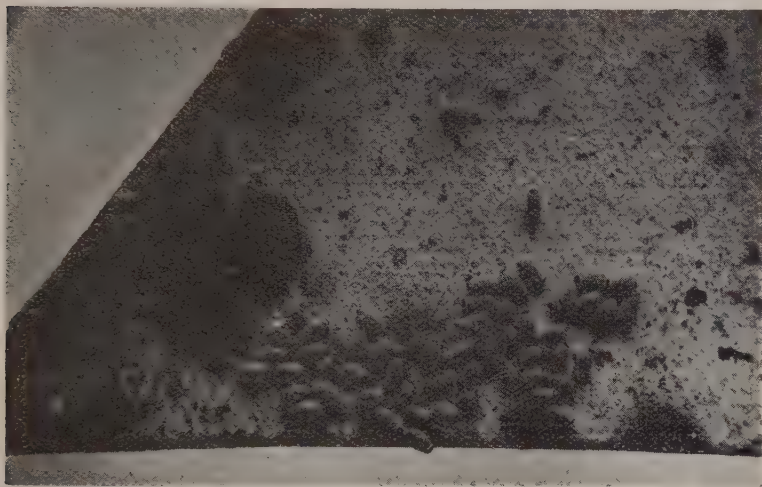


FIG. 26. — Ponte de *R. prolixus*.

mais les cloisons cellulaires sont plus larges, plus épaisses. Les empreintes cellulaires ne montrent pas de dépression à leur partie centrale ; leur surface est plane et présente seulement à son centre l'orifice d'un petit canalicule court et terminé en pointe. Seules les 3 ou 4 premières rangées de cellules bordant la partie épaissie de la périphérie en sont dépourvues. Cette partie épaissie porte une rangée irrégulière de très fortes dents.

Les œufs de *Rhodnius* sont toujours adhérents au support (verre, papier, tulle), et toujours pondus en amas (fig. 26).

Triatoma rubrovaria

L'œuf de *Triatoma rubrovaria* mesure à peu près $1.700\ \mu$ de longueur totale ; son clapet a $120\ \mu$ de hauteur et $1.120\ \mu$ à sa plus

grande largeur ; le diamètre de son orifice est de 120 μ . Il est symétrique par rapport à son axe longitudinal. Il est court, trapu, presque sphérique, son bord se continue presque sans transition avec le clapet.

Il a, au moment de la ponte, une couleur rose clair caractéristique. Puis cette couleur devient de plus en plus foncée, et, à maturation, il devient difficile de distinguer cet œuf de ceux des autres triatomes, sauf par sa taille.

La surface de son chorion présente, comme chez les autres espèces, les polygones caractéristiques ; les cloisons sont épaisses et la surface est perforée de petits canaux, de 8 à 20, dirigés du pôle céphalique vers le pôle opposé. Dans la partie avoisinant l'orifice de l'œuf, les cellules deviennent quadrangulaires, puis disparaissent pour faire place à des stries épineuses concentriques.

La surface du clapet offre une structure absolument identique. Tous les hexagones du centre jusqu'à la bordure périphérique portent les mêmes petites cavités dirigées de la périphérie vers le centre.

L'œuf de *T. rubrovaria* est brillant. Il n'adhère jamais au support.

Triatoma vitticeps

L'œuf de *Triatoma vitticeps* est le plus volumineux, sinon le plus long, de tous les œufs des triatomes que nous étudions ici. Il mesure 2.300 μ de longueur totale et 1.380 μ de largeur. Son clapet est conique, sa hauteur est de 220 μ , son orifice a 780 μ de diamètre. Il est ovoïde, plus allongé que le précédent et, de plus, il présente un bourrelet, moins épais que celui de *Rhodnius*, mais beaucoup plus marqué que chez les autres œufs, autour de son orifice.

Au moment de la ponte, il est de couleur jaune clair, peu à peu il devient rose, puis rouge vif, quand l'embryon est prêt à naître.

La surface de son chorion, dans sa partie moyenne, rappelle beaucoup celle de *T. rubrovaria*. La surface de chaque hexagone est perforée d'environ 12 à 16 petits canaux, difficilement visibles. Par contre, chez tous les spécimens que nous avons étudiés, ces canaux étaient dirigés la pointe vers le pôle céphalique de l'œuf. L'orifice est bordé directement par des cellules quadrangulaires présentant également des épines. On peut donc assez facilement distinguer les deux espèces *T. rubrovaria* et *T. vitticeps* l'une de l'autre, bien que les différences soient assez peu marquées.

L'œuf de *T. vitticeps* a une surface lisse, brillante ; il tombe toujours au fond du tube sans jamais adhérer au support.

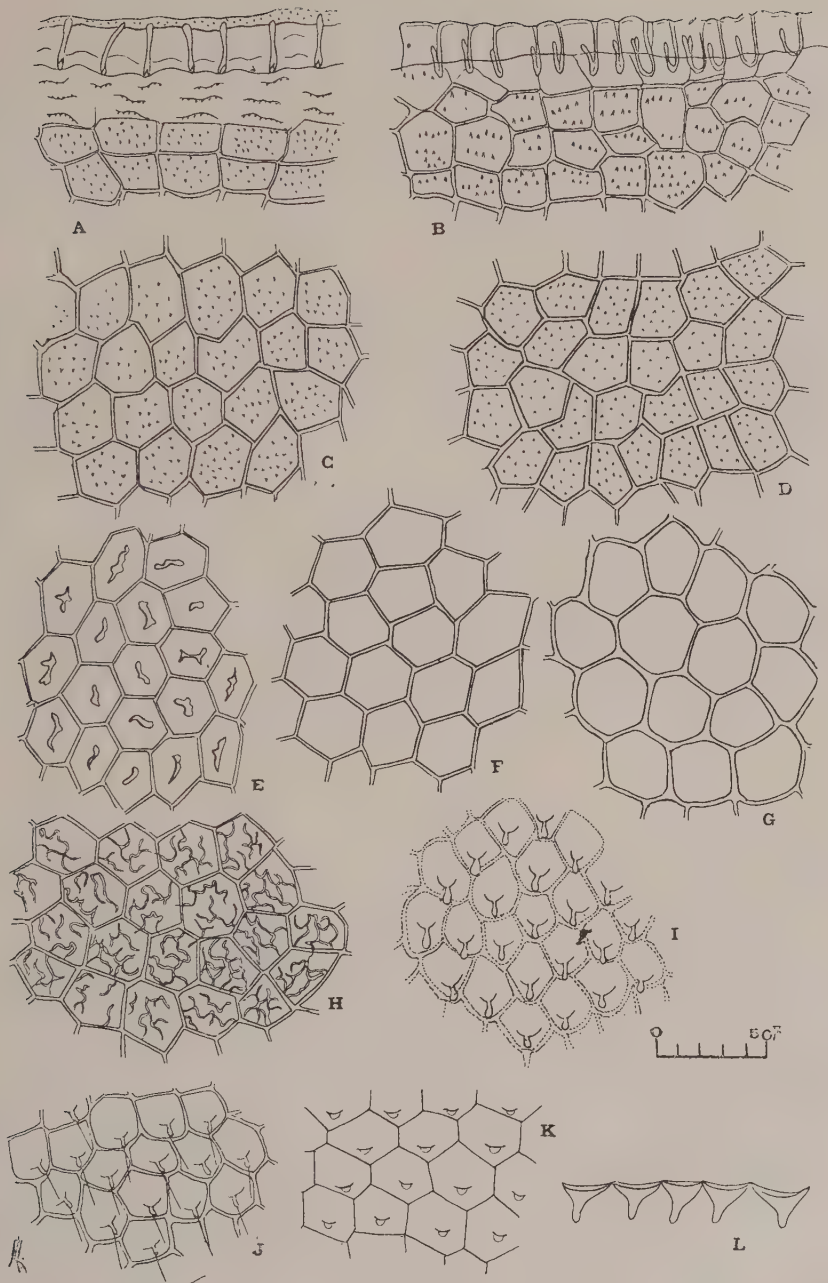


FIG. 27. — Détails du chorion : A, B, *T. rubrovaria* ; C, D, *T. vitticeps* ; E, *T. infestans* ; F, *T. dimidiata* ; G, *T. megista* ; H, *T. sordida* ; I à L, *Rhodnius prolixus* ; I, partie moyenne de l'œuf ; J, partie inférieure avec les cavités se terminant en pointe ; K, les dépressions du chorion imprimées sur la membrane interne de l'œuf ; L, le chorion vu de profil ; on voit que les surfaces polygonales sont des dépressions en forme d'entonnoir.

Triatoma chagasi

Cette espèce fut découverte à Lassance (Etat de Minas Geraes, Brésil), par E. Brumpt et F. Gomès, et décrite par eux en 1914. Malgré toutes les recherches, elle n'a jamais été retrouvée depuis ni au Brésil, ni ailleurs. L'adulte rappelle beaucoup l'espèce précédente *T. vitticeps*.

Les œufs présentent des caractères suffisamment différents pour qu'on puisse les distinguer facilement. Ils sont de même taille, brillants tous deux, mais alors que la surface des hexagones est perforée de petits canaux chez *T. vitticeps*, elle est absolument nue chez *T. chagasi*. Le clapet de *T. chagasi* est aussi peu caractéristique que le chorion ; les trois ou quatre rangées de cellules bordant le bourrelet périphérique présentent seules un pointillé de toutes petites cavités, presque imperceptibles et tassées les unes contre les autres.

Ces caractères sont insuffisants pour individualiser une espèce donnée, mais par comparaison avec l'œuf de *Triatoma vitticeps*, on peut dire que la légère différence de structure, en raison de sa constance, permet de ne pas les confondre.

Triatoma sordida

Nous n'avons pas élevé personnellement cette espèce, mais nous avons trouvé des œufs dans la collection du Laboratoire de Parasitologie (E. Brumpt).

Ils se distinguent nettement des autres par la structure de leur chorion. En général, chez les triatomes, il est difficile de mettre en évidence les canalicules aérifères qui parcourent l'épaisseur de l'enveloppe et qui sont la trace des prolongements protoplasmiques envoyés par les cellules épithéliales de la gaine. Cette espèce, ainsi que *T. infestans*, mais pas exactement de la même façon, est donc tout à fait particulière. On voit, en effet, que toute la surface est creusée de petits canalicules à lumière assez large, remplis d'air, courant parallèlement à cette surface ou plongeant vers la profondeur.

Le clapet est constitué de façon absolument identique, sauf pour les trois ou quatre rangées de cellules avoisinant le bord et qui présentent simplement de petites ponctuations. Le bourrelet épais qui en forme le pourtour est également parcouru par des petits canalicules remplis d'air.

La signification de ces canalicules et surtout leur rôle est ici assez

énigmatique. Si ce sont les prolongements protoplasmiques des cellules de la gaine ovarique qui déterminent leur formation, comment se fait-il qu'on ne les retrouve pas chez toutes les espèces ? Il est curieux de constater de pareilles différences chez des animaux si voisins.

Triatoma dimidiata

L'œuf de *T. dimidiata* mesure 1.820 μ de hauteur totale, 1.120 μ de largeur, son orifice a 680 μ de diamètre. Il est ovoïde, symétrique, mais son clapet, extrêmement plat et mesurant 80 μ de hauteur, lui donne un aspect tronqué qui diffère totalement de celui de *T. vitticeps*, par exemple.

Sa couleur claire, blanc d'ivoire quand il vient d'être pondu, devient peu à peu rose, puis rouge vif, au moment de l'éclosion. Sa surface est brillante ; il n'adhère jamais à un support.

Le chorion ne présente absolument rien de caractéristique, sinon ce marquage qui se retrouve chez tous les œufs de triatomes. Il est ici à peine indiqué et rappelle celui de *T. chagasi*.

Le clapet n'a rien, lui non plus, de particulier. C'est vraiment le seul parmi tous ceux que nous avons étudiés (9 espèces) qui ne montre d'ornement d'aucune sorte.

Triatoma infestans

C'est l'œuf le plus long, il mesure 2.800 μ de hauteur totale, 1.300 μ à sa partie la plus large, son orifice a 700 μ de diamètre.

Il se distingue de tous les autres œufs par sa forme très caractéristique. Au niveau de sa partie moyenne, les bords, au lieu de continuer la courbure habituelle, se redressent, tendant à devenir parallèles et présentant une tendance à s'incurver vers l'extérieur, à la hauteur de l'orifice, de sorte qu'il a sa plus grande largeur à l'union du tiers moyen et du tiers inférieur. Le clapet est également très particulier, très haut (260 μ), en forme de cône, au sommet duquel se trouve un petit tubercule.

Son chorion est mat. Il est brun grisâtre au moment de la ponte et devient brun foncé au moment de l'éclosion. Il n'est jamais fixé à un support quelconque.

Le chorion a une structure très particulière. Ses champs polygonaux sont très nettement marqués et visibles à un très faible grossissement ; de plus, chaque champ présente en son centre une cavité plus ou moins grande, plus ou moins irrégulière, et remplie

d'air. Il ne semble pas, d'ailleurs, y avoir communication visible entre les cavités et l'extérieur, contrairement à ce qui se passe pour *R. prolixus*. Le clapet offre également les mêmes champs polygonaux avec une cavité remplie d'air.

Triatoma megista

Nous n'avons pas élevés cette espèce et les œufs fixés provenant de la collection du laboratoire n'ont pas conservés suffisamment leur forme pour permettre de les comparer à ceux des autres espèces.

Cependant, le chorion présente une structure très particulière. L'espace qui sépare chaque empreinte hexagonale est beaucoup plus large et ici les angles des hexagones se sont nettement arrondis (comparer fig. 7 avec *T. dimidiata*, fig. 6). Cet aspect se retrouve beaucoup mieux marqué sur le clapet où chaque cellule a une surface plus réduite et un contour presque circulaire et où les cellules sont largement séparées les unes des autres. Cette structure est caractéristique et tranche nettement avec celle des œufs des autres espèces, chez lesquels se révèle toujours l'empreinte polygonale.

Triatoma protracta

Le cas de ce triatome est tout à fait particulier. Les autres espèces étudiées par nous pondent des œufs absolument identiques les uns aux autres, au point de vue forme, couleur ; leurs dimensions varient parfois, mais de quelques microns à peine ; et ces différences ne sont souvent perceptibles qu'après dessin à la chambre claire et mensuration. Une femelle de *Triatoma protracta*, au contraire, peut pondre des œufs extrêmement différents comme taille, comme aspect extérieur, comme forme. Le chorion peut être mat ou brillant, absolument lisse ou bien muni d'épines plus ou moins apparentes. Le clapet peut être tout à fait banal, comme celui des autres triatomes, ou au contraire présenter une ornementation des plus particulières.

Forme ordinaire : œufs grands et mats. — L'œuf, le plus fréquemment, a l'aspect représenté sur la figure. Il est de forme ovale, assez allongée. Il mesure 2.100 μ de la surface du clapet au pôle inférieur, sa plus grande largeur est de 980 μ , au niveau de son orifice elle est de 600 μ . A l'œil nu, l'œuf semble mat, comparé à celui de *T. dimidiata* et *T. vitticeps*.

La couleur est blanc-grisâtre. Il présente cette particularité que, contrairement aux autres œufs, l'embryon ne se pigmente pas, il ne devient pas rose, puis rouge vif, mais gris sale au moment de l'éclosion. Il est nécessaire d'examiner l'œuf à la loupe binoculaire, à un assez fort grossissement, pour savoir s'il est prêt à éclore.

Les œufs sont pondus séparément comme ceux des autres triatomés, mais contrairement à eux, ils sont parfois fixés au support de papier buvard, au tulle qui ferme le tube ou directement à la paroi du verre. Ce caractère les rapproche un peu de ceux de *Rhodnius*.

L'exochorion présente une structure assez variable, même pour

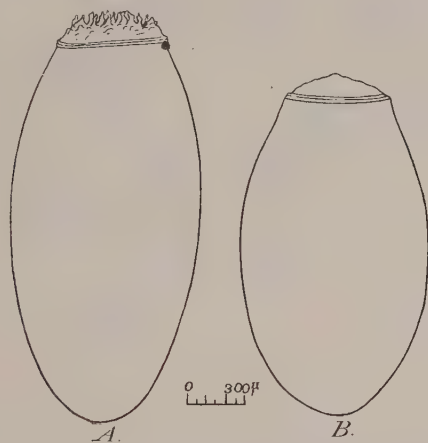


FIG. 28. — Œufs de *T. protracta* : A, type grand et rugueux, à clapet ornementé ; B, type petit, lisse et brillant.

les œufs pondus au même moment. Les surfaces polygonales sont assez bien marquées, et, de plus, la face interne du chorion est hérissée d'épines qui sont insérées au niveau de chacun des angles des polygones. Elles sont de formes très variables, suivant les spécimens, tantôt fortes et longues, plus souvent petites ; dans quelques cas, elles sont difficilement visibles, réduites à un petit point réfringent (fig. 30).

Le clapet, au contraire, présente chez ces œufs normaux un aspect uniforme, et tout à fait caractéristique. Il est aplati, mesurant $100\ \mu$ de hauteur ; sa surface est absolument hérissée d'aspérités, de tubérosités grossièrement cylindriques ou cubiques, à faces irrégulières, à pointe arrondie, parfois bifide, présentant au centre et à son voisinage 75 à $90\ \mu$ de hauteur. Sur les bords, ces aspérités diminuent de hauteur et disparaissent à la périphérie, la sur-

face du clapet paraissant simplement mamelonnée. Ces aspérités présentent un aspect cristallin, transparent. Vues sur le clapet

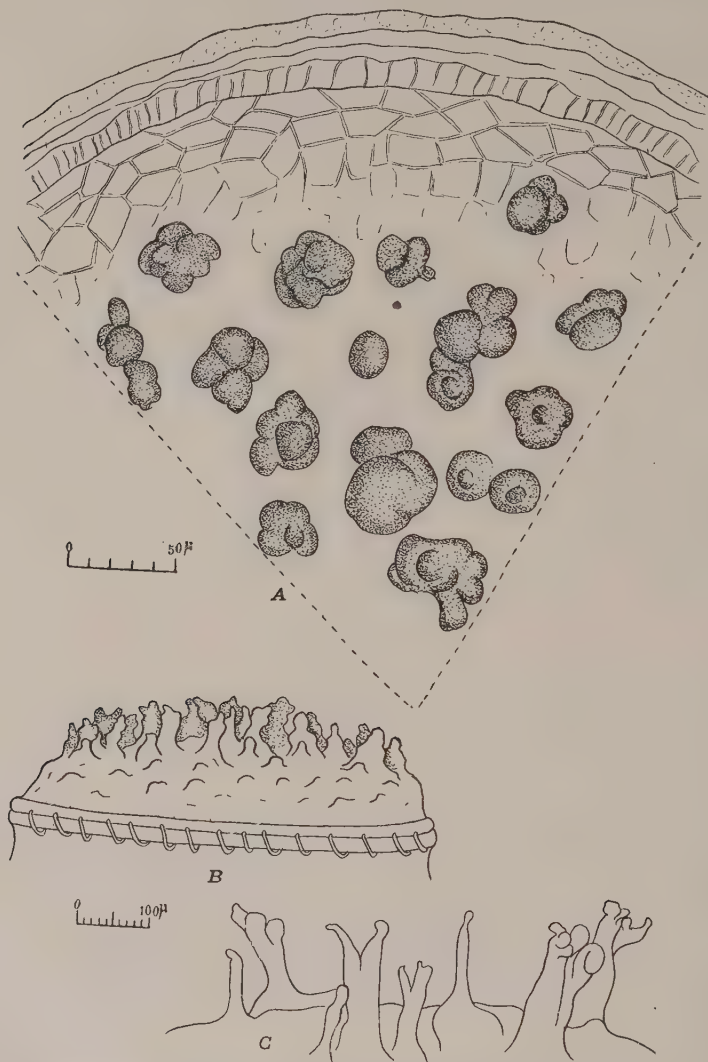


FIG. 29. — Détails du clapet de l'œuf de *T. protracta* (type grand et mat)
A, face supérieure; B, vue de profil; C, détail des tubérosités cristallines du clapet

examiné à plat, on constate qu'elles sont creuses, remplies d'air ; la cavité centrale est aussi irrégulière que l'enveloppe, émettant des ramifications, des diverticules secondaires.

Nous avons pensé que ces protubérances représentaient une sécrétion plus ou moins durcie à la surface du clapet, mais le traitement par la potasse concentrée à chaud n'en a aucunement modifié l'aspect. Il semble que ceci n'ait non plus aucune analogie avec le système pneumatique que l'on trouve chez certains hémiptères, et destiné à faciliter le processus d'éclosion. Il ne paraît y avoir

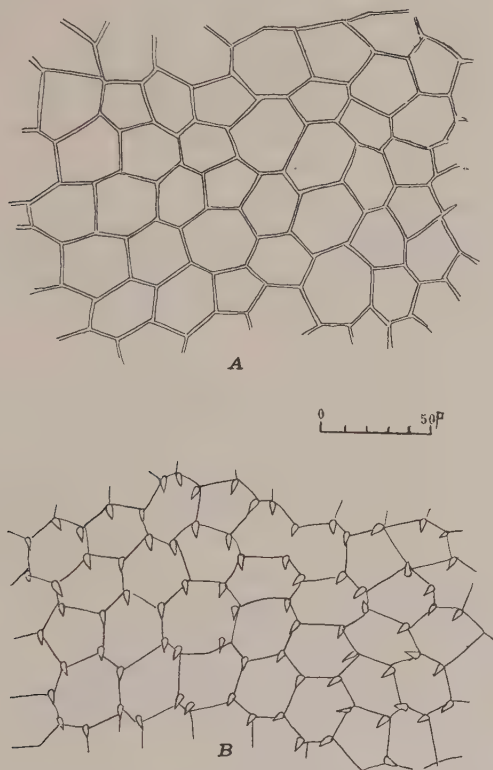


FIG. 30. — Détails du chorion de l'œuf de *T. protracta* :
A, type petit ; B, type grand et mat.

aucune communication entre ces cavités remplies d'air et l'extérieur. Il n'y en a pas non plus avec l'intérieur de l'œuf, même lorsque l'on a retiré la petite membrane arrondie qui double le clapet.

Œufs petits et brillants. — En examinant les œufs pondus par certains couples isolés de *T. protracta*, nous nous sommes aperçu qu'ils différaient parfois de ceux que nous avons l'habitude de voir par leur aspect brillant, leur forme et leur taille.

Ces œufs sont réguliers, ovales, beaucoup moins allongés, plus trapus que les œufs normaux. Ils rappellent un peu par leur aspect général et leur taille l'œuf de *T. dimidiata*. Ils mesurent 1.800 μ de hauteur totale, 1.000 μ de largeur à leur partie moyenne. Le diamètre de l'orifice est de 570 μ . Le chorion, contrairement à celui de la forme normale, est brillant et semble absolument lisse. En effet, les empreintes polygonales sont peu marquées, à peine visibles, et surtout elles sont dépourvues de toute espèce d'ornementation. Ces œufs sont toujours libres dans le fond du tube, jamais adhérents. Le clapet est lui aussi dépourvu de toute ornementation. Sa hauteur est de 120 μ . Sa surface cependant, au lieu d'être plane et lisse comme celle des autres triatomas, est un peu irrégulière et tourmentée.

Nous avons cherché à savoir si ces œufs correspondaient à une race particulière de *T. protracta*. Nos premières observations nous avaient fait penser que seuls les œufs stériles, non fécondés, présentaient cet aspect qui, peut-être, témoignait d'une anomalie ou d'un développement inachevé au moment de la ponte. Il n'en est rien, car nous avons vu par la suite que certains de ces œufs se développaient de façon absolument normale, donnant naissance à des larves parfaitement viables et qui se sont complètement développées.

Telle femelle isolée après sa naissance avec un mâle, a pondu trente et un œufs, entre le 22 mars et le 15 mai, qui présentaient l'aspect ordinaire ; puis à partir du 29 mai jusqu'au 16 juin, elle a pondu une vingtaine d'œufs brillants, puis de nouveau des œufs normaux. Une autre, à partir de sa naissance, n'a pondu que des œufs brillants, tous fertiles, au même rythme et en même quantité que les femelles pondant des œufs mats. Nous avons fait des élevages des larves issues de ces œufs et avons obtenu des femelles et des mâles absolument identiques aux autres. Certaines femelles n'ont pondu que des œufs normaux.

Les larves issues de ces œufs brillants sont de taille nettement inférieure à celles qui sont issues d'œufs mats et grands. Ajoutons également que la pigmentation de l'embryon est différente au cours du développement. Dans le cas des œufs grands et mats, la couleur devient un peu plus sombre, grise ; dans le cas des œufs petits et brillants, elle devient légèrement orangée.

Il est donc difficile de dire à quoi sont dues ces différences. *Triatoma protracta* est peut-être une espèce hybride dont les œufs rappellent tantôt une espèce, tantôt l'autre. Tout ce que l'on peut dire, c'est qu'il s'agit d'une particularité dont nous n'avons retrouvé l'exemple chez aucune des autres espèces.

II. — PARTIE EXPERIMENTALE

CHAPITRE VII

TECHNIQUE D'ELEVAGE DES RÉDUVIDÉS HÉMATOPHAGES

Depuis le mois de mars 1913, le P^r Brumpt conserve à son laboratoire un élevage prospère de *Rhodnius prolixus* qui en est à sa trente-deuxième génération. Il a élevé en plus, depuis cette époque, une dizaine d'espèces de triatomes. C'est sa technique d'élevage que nous avons toujours employée, la modifiant légèrement parfois dans un but expérimental défini.

Les adultes sont placés dans des tubes Borrel recouverts avec un tulle à mailles peu serrées. Les animaux mourraient rapidement si on les laissait tels quels dans le fond du tube. Il faut leur permettre de se maintenir sans fatigue. On utilise pour cela du papier buvard épais taillé en languettes de 2 centimètres et demi à 3 centimètres de large, arrivant à quelques centimètres de l'orifice et coupées en biseau à la partie inférieure, de façon à permettre à l'insecte de passer d'une face à l'autre sans difficulté. Le buvard absorbe une certaine quantité d'humidité, mais il offre l'avantage d'absorber aussi les déjections qui se dessèchent ainsi. Sinon, très rapidement, les moisissures se développeraient et compromettraient l'élevage tout entier.

Pour maintenir l'état hygrométrique indispensable, le tube Borrel contenant les insectes est placé dans un second tube plus haut, dans le fond duquel on tasse fortement une couche de deux à trois centimètres de coton humide. L'humidité ne doit être ni excessive à cause des moisissures toujours à redouter, ni trop faible pour éviter la dessiccation, surtout à des températures élevées. Un bou-

chon de liège fortement encoché ferme ce deuxième bocal, permettant ainsi une évaporation suffisante.

Il suffit donc, pour nourrir les insectes, de retourner le tube sur un animal convenablement plumé ou épilé. Lorsque les triatomés sont infectés avec *Trypanosoma cruzi*, il est nécessaire d'utiliser le pigeon qui est réfractaire. Quand les triatomés sont neufs, on peut, au contraire, se servir d'un animal quelconque, tel que le lapin, le cobaye.

Grâce aux languettes de papier buvard qui viennent tomber contre le tulle, les triatomés sont ainsi dans les meilleures conditions pour piquer. Ils se placent la tête en bas, leur rostre, qui est normalement rabattu sous la tête, se redresse dans le prolongement de la ligne du corps. Ils piquent beaucoup moins faiblement, comme les Cimex d'ailleurs, quand ils sont placés directement à plat sur la peau de l'homme ou de l'animal-hôte.

Il est nécessaire, pour les adultes, que le tulle fermant les tubes soit à mailles assez larges, car le rostre risque d'être brisé sur le lapin ou le pigeon se débattant ou faisant des mouvements trop vifs. L'insecte ne peut alors plus se nourrir et c'est ainsi que l'on voit des élevages périliter et disparaître, sans en comprendre la raison. C'est pour cela également que les tubes doivent toujours être tenus à la main.

De nombreuses techniques ont été proposées pour l'élevage des triatomés. Celle-ci nous a donné les meilleurs résultats. Elle donne plus de mal et fait perdre du temps, mais c'est celle qui permet le mieux d'obtenir une multiplication intense et le minimum de pertes, en un mot, l'accroissement rapide de l'élevage.

Nous préférons en particulier cette méthode à celle qui consiste à conserver les insectes dans une cuve et à y introduire un cobaye, par exemple, qui en dévore une grande partie.

L'élevage des larves se fait exactement de la même façon. Cependant, il faut bien veiller à ce que, de temps en temps, les mues qui encombrant le tube soient enlevées. Elles gênent les larves et les adultes dans leurs mouvements ; elles entravent surtout leurs repas de sang, car, à moins d'être collées sur le verre par les déjections, elles retombent sur le tulle quand on retourne le tube, et les insectes, s'ils sont un peu nombreux, ne trouvent pas de place pour piquer.

Une précaution également indispensable à prendre après chaque repas, est de ne pas remettre le tube Borrel contenant les insectes venant de piquer dans leur tube à coton humide et de le reboucher. En effet, les hémiptères hématophages et principalement les réduvidés, vident leur intestin postérieur aussitôt après leur repas

de sang. Les déjections sont liquides et extrêmement abondantes, et la saturation est telle à l'intérieur du tube que, de plus, les déjections séchées se ramollissent et coulent sur les parois. Le papier buvard est alors insuffisant pour absorber tout ce liquide, il se ramollit et moisit. Dans ce cas, les œufs, s'il y en a, sont irrémédiablement perdus, les larves jeunes sont noyées et les grosses, se déplaçant difficilement quand elles sont sphériques, gorgées de sang, peuvent être collées au verre par les déjections. Elles meurent alors rapidement.

Pour éviter un désastre, il faut toujours placer le tube Borrel nu et couché, à l'étuve, ou au moins à une température de 20° pendant cinq à six heures, jusqu'à ce que les triatomés aient vidé leur intestin postérieur et que tout le liquide contenu dans le tube soit évaporé. Le tube, le buvard, le tulle doivent être changés quand ils sont trop souillés et encombrés de mues. En principe, dans les tubes sales, la mortalité est grande.

Récolte des œufs

On peut, si l'on veut, laisser les femelles pondre et attendre le développement des larves primaires qui se nourrissent ensuite en même temps que les adultes. Mais elles risquent de passer à travers les mailles trop larges du tulle, ou bien il faut changer celui-ci avec les risques signalés plus haut. De plus, les *Rhodnius* femelles pondent souvent à travers les mailles et les œufs se trouvent collés à la face externe du tube. Si on ne les enlève pas, le bocal extérieur, puis l'étuve, sont remplis bientôt de larves qui finissent par mourir.

Il est possible également que le degré hygrométrique optimum pour l'évolution de tous les œufs ne soit pas réalisé. Il y a donc intérêt, quand on veut intensifier l'élevage, à isoler les œufs de temps en temps. La meilleure méthode consiste à les mettre dans de petits tubes bien bouchés avec du coton cardé et de les placer dans un tube Borrel au fond duquel on aura tassé du coton humide. Le couvercle, grâce à une petite mèche de coton placée à cheval sur le bord du tube, ne s'adapte pas exactement, permettant ainsi la circulation d'air et l'évaporation.

Le problème est différent, selon qu'il s'agit de *Triatoma* ou de *Rhodnius*. Dans le second cas, les œufs sont collés par une sécrétion particulière à la surface des languettes de papier buvard. Elles ne risquent que la dessiccation qui est assez rare si l'on y prend garde. Au contraire, les œufs de *Triatoma* ne sont pas fixés, mais tombent dans le fond du tube et là ils risquent d'être noyés par les

déjections. Ils moisissent ou bien ces déjections, en séchant, les entourent d'une gangue dure et épaisse qui ne peut pas gêner le développement de l'embryon, mais qui immobilise le clapet et empêche ainsi l'éclosion.

Dans ce cas, il est nécessaire, si l'on ne veut pas retirer les œufs au fur et à mesure de la ponte, de placer, dans le fond du tube Borrel, un disque de papier buvard qui absorbera les déjections. Mais il vaut encore mieux mettre du papier plissé ou froissé qui permet à l'œuf de rouler dans des interstices ou des cavités où les déjections ne peuvent parvenir.

Lorsque les œufs éclosent, les larves, si on n'a pas mis une languette de papier buvard dans le tube, viennent s'accrocher au coton cardé. Quand elles sont toutes nées, il est indispensable de les mettre dans un tube plus grand, même sans les nourrir tout de suite, car elles meurent rapidement du fait de l'encombrement.

L'élevage des réduvidés hématophages est donc, en principe, facile, surtout celui des *Rhodnius*. Pour ce qui est des *Triatoma*, on se trouve parfois en présence de difficultés inattendues résultant des caractères biologiques propres à l'espèce, et certains élevages sont définitivement compromis, même lorsque l'on y a apporté tous ses soins.

CHAPITRE VIII

L'ACCOUPLEMENT ET LA FÉCONDATION CHEZ LES TRIATOMES

Mécanisme, durée

Le mécanisme de l'accouplement chez les triatomes ne semble pas avoir fait l'objet de nombreuses recherches. Campos (1923) l'a décrit pour le cas de *Triatoma dimidiata* Hase (1932) pour *Rhodnius prolixus*.

Il est surtout facile à observer dans ce dernier cas. Le mâle immobilise la femelle en passant sur sa face dorsale ses trois pattes gauches ou droites. Il se place sur le côté dans un plan vertical et un peu obliquement, de façon à ce que l'extrémité postérieure de son abdomen vienne se trouver un peu en-dessous de l'extrémité de la femelle. Dans cette position le pénis, si on se rapporte au chapitre concernant l'armature génitale, est dirigé vers la face dorsale du mâle. Il faut donc que la pièce mobile, le manchon chitineux constitué principalement par le 9^e segment subisse une torsion de 90°, de façon à permettre la dévagination et la pénétration dans la vulve. En même temps, les forcipules qui sont normalement repliés en arrière du sternite se soulèvent et s'écartent pour contribuer à l'immobilisation de la femelle.

F. Campos a signalé que, pour *T. dimidiata*, la copulation est précédée parfois de sortes de mouvements nuptiaux : le mâle et la femelle entrelacent leurs pattes et présentent de grands mouvements ou des secousses rythmiques, oscillatoires. Hase a décrit chez *Rhodnius pictipes* une véritable « danse d'amour » effectuée par le mâle seul et précédant la copulation. Mais ces préliminaires ne sont pas de règle.

La durée de la copulation est extrêmement variable. Elle est parfois instantanée, durant à peine quelques secondes, mais il est douteux que, dans ce cas, elle puisse être efficiente. Le plus souvent, chez *Rhodnius*, nous l'avons vu durer de cinq à huit minutes, plus rarement un quart d'heure. Chez *Triatoma dimidiata* et *T. vitticeps*, la durée moyenne est de trois ou quatre minutes, mais elle est parfois beaucoup plus longue, vingt minutes dans un cas pour *T. vitticeps*, deux heures pour *R. prolixus*.

Il y a également, au point de vue de la fertilisation, une question de génération : dans le cas de *T. vitticeps* par exemple, une génération sur deux s'est élevée facilement dans nos expériences. L'autre, au contraire, ne s'est perpétuée que grâce à un couple ou deux au maximum.

Enfin, comme pour les autres insectes, la façon dont l'animal s'est comporté pendant sa vie larvaire influe certainement sur l'activité génitale de l'adulte.

Influence de l'espace

Chez bon nombre d'insectes, l'accouplement ne peut se faire que lorsque le mâle et la femelle sont libres et disposent d'un espace plus ou moins grand. D'autres, au contraire, peuvent se reproduire dans un espace tout à fait restreint.

Pour les triatomes, la question de la capacité des tubes dans lesquels se font les élevages, peut se poser.

Chez les *Rhodnius*, la reproduction se fait aisément dans les tubes Borrel que nous employons couramment. Nous avons même pu facilement faire s'accoupler des *Rhodnius* dans des tubes de quatre centimètres de long et de un centimètre de diamètre, dans lesquels ils pouvaient à peine se mouvoir. Pour les triatomes, les difficultés d'accouplement en espace restreint sont beaucoup plus grandes, et surtout pour *T. vitticeps*. Ce n'est pas simplement une question de taille des insectes. Parfois, certains élevages, sans qu'on puisse dire pourquoi, périssent, et les œufs pondus sont stériles ; nous avons fréquemment constaté que, dans ce cas, il suffisait de les placer dans un récipient plus spacieux, pour voir les œufs devenir fertiles.

Reichenow (1934) n'ayant pu obtenir de ponte fertile avec *T. dimidiata*, a pensé qu'un vol nuptial était nécessaire pour la fécondation. Cependant, avec cette espèce, nous n'avons jamais eu d'échecs et c'est une de celles qui se reproduit le plus facilement dans nos expériences. Il en est de même pour *T. protracta*, qui peut s'accoupler, comme *R. prolixus*, dans un espace des plus restreints.

L'accouplement se fait surtout à l'obscurité ou à une lueur réduite. Nos élevages sont habituellement à l'étuve, dans une demi-obscurité le jour, et dans l'obscurité complète la nuit.

Pour *Rhodnius prolixus*, la copulation se fait en plein jour avec la plus grande facilité ; mais, une lumière artificielle trop intense est certainement nuisible et peut l'interrompre ou même l'empêcher de se produire.

Action de la température

C'est naturellement la température qui exerce une action prépondérante sur l'accouplement, comme le montre l'expérience suivante :

Une femelle de *T. dimidiata*, gorgée récemment, est placée dans un tube avec plusieurs mâles pendant 48 heures, à une température de 10° ; transportée ensuite pendant quatre jours à une température de 25°, elle pond au bout de quelques jours des œufs stériles. L'expérience est recommencée à des températures progressivement croissantes.

A 16° seulement, les œufs pondus sont fécondés.

Nous avons repris l'expérience avec *T. vitticeps*, *R. prolixus* et *T. protracta*. Les résultats ont été les mêmes.

L'accouplement et la fécondation se font facilement à 20 et 30°. Au-dessus de 30°, ils se font moins bien. A une température constante de 33°, ils s'arrêtent complètement, pour *T. vitticeps* et *T. rubrovaria* ; elles continuent assez rarement (une fois) jusqu'à 35° chez *Rhodnius prolixus*.

Fréquence

Nous verrons qu'un mâle peut féconder plusieurs femelles ; mais, si l'on considère un seul et même couple, dans les limites favorables de température, entre 20 et 30°, la fréquence de la copulation est assez grande dans le cas de *R. prolixus*. Elle peut se produire après chaque repas et presque quotidiennement dans l'intervalle des repas, dans certains cas, bien qu'un seul accouplement semble nécessaire, sauf certaines exceptions, comme nous le verrons plus loin, pour assurer à la femelle une ponte fertile pendant toute son existence. Nous avons vu l'accouplement, non suivi de fertilisation, se produire jusqu'au cinquième mois dans le cas de *R. prolixus*, à 30°.

Durée de la période de fertilisation

La question peut se poser de savoir pendant combien de temps le mâle peut féconder et la femelle peut être fécondée.

En ce qui concerne le mâle de *Rhodnius*, nous avons observé encore des fécondations, mais rarement au bout de 3 mois de séjour à 30° — (un repas de sang par semaine) —. A 20°, le mâle peut féconder exceptionnellement jusqu'à 4 mois. Pour les triatomes, c'est infiniment plus variable suivant les spécimens.

Exceptionnellement, nous avons vu un mâle de *T. vitticeps* féconder au bout de 3 mois à 30°.

La femelle de *Rhodnius* peut être fécondée à peu près pendant toute son existence. Pour les triatomes, la fécondation est plus difficile à obtenir après un certain temps. Nous n'avons pas pu réussir à faire féconder des femelles de *T. vitticeps* par des mâles jeunes après trois mois ; elle a continué cependant pendant quatre mois après, à pondre des œufs stériles.

Influence de la nutrition sur l'accouplement et la fécondation

Est-il nécessaire, pour qu'il y ait accouplement et fécondation, que le mâle et la femelle aient, après leur naissance, effectués un repas de sang ?

En ce qui concerne *Rhodnius prolixus*, Buxton (1930) a constaté que, lorsque ni le mâle, ni la femelle n'ont été nourris depuis leur naissance, la ponte n'a pas lieu. Il conserva douze couples jusqu'à leur mort ; onze femelles n'ont jamais pondu, une femelle pondit deux œufs stériles.

Nos observations nous montrent, au contraire, que l'accouplement et la ponte peuvent avoir lieu dans ces conditions. Nous avons suivi la technique de Buxton destinée à se mettre à l'abri de certaines causes d'erreur dues à la coprophagie et au cannibalisme (1).

(1) On admet que, aux Etats-Unis, dans les Etats du Sud, *Triatoma sanguisuga* s'attaque aussi bien à l'homme qu'aux punaises. On peut le nourrir également sur des chenilles. *T. rubrofasciata* a été nourri expérimentalement sur des punaises par Lafont à l'île Maurice (1912).

Dans les conditions expérimentales, certaines espèces de réduvidés hématophages sont cannibales. Ce phénomène a été signalé par A. Machado (1914) chez *T. megista*.

E. Brumpt l'a observé, en 1914 également, chez *T. infestans*, *T. megista*, *T. chagasi*, *R. prolixus*, *T. sordida* (comme M. Torres), puis chez *T. rubrovaria* (1927).

Brumpt a remarqué que le cannibalisme est surtout fréquent chez les jeu-

Cet auteur, en effet, coupe le rostre du mâle et de la femelle ; il s'est assuré que, dans ces conditions, l'accouplement de *Rhodnius* se faisait d'une façon absolument normale.

Expér. n° 1. — Une femelle et un mâle de *Rhodnius prolixus* sont nés le 6 mars 1934. Le 17 mars, neuf œufs sont pondus, le 21, trois œufs, et le 24 également trois œufs. Tous ces œufs sont fertiles. La ponte cesse à ce moment.

Expér. n° 2. — Une femelle et un mâle de *Rhodnius* naissent le 2 avril 1934. Les deux premiers œufs ont été pondus remarquablement tôt, quatorze jours seulement après ; le 18, deux autres œufs sont pondus, puis trois le 19, et trois le 28. Douze œufs sont encore pondus entre le 23 avril et le 15 mai, puis la ponte s'arrête.

Expér. n° 3. — Une femelle et deux mâles de *T. dimidiata* sont nés le 2 avril. La première ponte a lieu aussi très tôt, le 17 (quatre œufs), puis, jusqu'au 20 avril, dix-huit œufs ont été pondus.

Expér. n° 4. — Une femelle de *T. dimidiata* et un mâle naissent le 14 avril. La première ponte se produit le 9 mai : trois œufs sont pondus. Ensuite, quatorze autres le sont jusqu'au 20 mai. Ils sont tous fertiles.

E. Brumpt (observation inédite) a observé le même fait avec *T. rubrovaria*.

Dans ces exemples, il y a eu non seulement ponte, mais fertilisation. Nous avons, d'ailleurs, pu vérifier le fait histologiquement pour *Rhodnius*, ayant trouvé des spermatozoïdes dans les spermathèques d'une femelle qui, de même que le mâle, n'avait jamais été nourrie.

On voit aussi que la ponte se fait suivant un rythme absolument normal durant les premiers jours. Puis, les œufs deviennent plus rares que dans les conditions habituelles.

Nous ne voyons qu'une façon d'expliquer ces résultats : la ponte d'œufs fertiles par des femelles ne peut avoir lieu que si les nymphes ont été nourries peu de temps auparavant. C'est assez naturel, car la digestion chez les nymphes est extrêmement lente, surtout chez les grosses espèces comme *T. vitticeps*.

nes larves écloses depuis quelques semaines et même chez celles à un stade plus avancé après plusieurs repas sur des vertébrés. Cette aptitude diminue avec l'âge. L'animal sucé semble d'ailleurs peu incommodé et continue son repas. La piqure n'entraîne jamais la mort.

La coprophagie a été signalée pour la première fois par Brumpt en 1914. Il a émis l'hypothèse de la conservation du virus dans la nature en dehors du vertébré. Cette hypothèse a été reprise récemment par Reichenow (1934) à propos de *T. dimidiata*, au Guatemala, où 35 0/0 de ces réduvidés sont infectés dans la nature.

Nous avons donc pu établir pour deux espèces l'intervalle-limite, en dessus duquel la ponte ne se fait pas ou se fait mal, entre le repas de sang de la nymphe et la naissance de la femelle :

<i>Rhodnius prolixus</i>	7 jours
<i>Triatoma dimidiata</i>	11 jours

Ces expériences ont été toutes faites à 30°.

Ces chiffres ne sont naturellement pas rigoureux. Le laps de temps écoulé entre le dernier repas de la nymphe et la ponte est proportionnel à la quantité de sang absorbé. Or, les nymphes se gorgent de façon tout à fait inégale. Il peut donc y avoir des variations très grandes pour une même espèce.

Un mâle à jeun peut-il féconder une femelle nourrie ?

Cela découle forcément de ce que nous avons signalé plus haut. D'ailleurs, Buxton a résolu la question pour *R. prolixus*. Cinq fois, des œufs fertiles ont été pondus, mais le nombre d'œufs par femelle a été de 18,4 (contre 37,2 normalement). Les autres femelles n'ont pas pondu et la dernière a pondu des œufs stériles.

Il est certain que la chose est très variable et cela dépend naturellement aussi de la date du dernier repas de l'insecte à l'état nymphal. Si, dans ces expériences, les femelles et les mâles ont déjà à jeun des organes génitaux fonctionnels, à plus forte raison, si la femelle a été nourrie préalablement, elle a pu pondre des œufs fertiles.

Quoiqu'il en soit, la dissection des spermathèques nous a montré que si la ponte n'avait pas toujours lieu, la fécondation, efficiente ou non, s'effectuait dans toutes les circonstances.

Nombre de femelles pouvant être fécondées par un seul mâle

Nous avons cherché à savoir combien un mâle pouvait féconder de femelles. Ce chiffre est également variable, suivant les espèces ; nous avons obtenu les résultats que voici à une température constante de 25° :

Dans le cas de *T. vitticeps*, un mâle a fécondé trois femelles en l'espace de quatre jours, après un seul repas. Toutes les femelles, isolées ensuite, ont pondu des œufs fertiles.

Dans le cas de *T. dimidiata*, un mâle a fécondé trois femelles dans une expérience, un autre mâle quatre femelles dans une deuxième expérience, dans l'espace de trois jours. Ceci montre que

le mâle copule plus d'une fois par jour, contrairement à ce que Pinto a affirmé.

Dans le cas de *T. rubrovaria*, un mâle a fécondé deux femelles dans le même laps de temps.

Enfin, pour *T. protracta*, la fécondation est très lente à se produire. Il semble qu'un mâle de cette espèce ne puisse guère féconder plus d'une femelle, ou au maximum deux, en huit jours.

Buxton, expérimentant avec *Rhodnius prolixus*, a constaté que sept femelles, conservées avec un mâle, avaient pondu 390 œufs, dont 90 pour 100 étaient fertiles. L'auteur en a conclu que ce mâle unique avait été capable de féconder toutes ces femelles. Nous avons préféré limiter la durée de l'expérience pour pouvoir isoler ensuite les femelles. Dans ces conditions, nous avons constaté qu'un mâle peut féconder au maximum cinq femelles en huit jours.

D'ailleurs, ces résultats ne prouvent pas, avec une rigueur absolue, la capacité exacte d'un mâle qui, surtout dans le cas de *R. prolixus*, peut certainement féconder plusieurs fois les mêmes femelles.

Durée de la fertilité des femelles après un seul accouplement

Certains auteurs admettent qu'une femelle, une fois fécondée, pond des œufs fertiles pendant toute son existence, ou du moins pendant une grande partie de celle-ci.

Buxton a constaté que, dans le cas de *Rhodnius prolixus*, des femelles peuvent pondre au moins un lot d'œufs fertiles avec un pourcentage normal d'éclosions. Dans ce cas, cinq femelles avaient pondu cent vingt-huit œufs. L'auteur ajoute qu'il ne sait pas pendant si ces femelles étaient restées fertiles toute leur existence.

D'après Neiva (1910), une femelle de *Triatoma megista* peut pondre cinquante-trois jours après le repas, quand elle est séparée du mâle. Pour cet auteur, un seul accouplement se produit en tout, car il a capturé, dans la nature, une femelle qui vécut cent cinquante jours et qui a effectué pendant ce laps de temps trente-huit pontes d'œufs parfaitement fertiles.

Expérimentalement tout au moins, il semble que, dans la majorité des cas, une seule fécondation soit suffisante pour assurer des pontes fertiles pendant très longtemps. Les expériences suivantes permettent de s'en rendre compte.

Expér. n° 881. — Une femelle de *T. dimidiata* est isolée après fécondation et repas à 28°. Elle pond, jusqu'au 15 mai, seize œufs fertiles, puis, le 23, trois œufs stériles ; le 25, un œuf fertile. Du 12 au 14 juin, elle pond treize œufs, dont quatre stériles ; le 28,

trente œufs, dont seize stériles ; puis, le 9 juillet, trois œufs fertiles ; le 19, seize œufs qui éclosent tous ; le 31 juillet, elle pond trente œufs, dont neuf seulement sont stériles. Depuis cette époque et jusqu'à maintenant (avril 1934), cette femelle a pondu cent dix œufs, presque tous fertiles, malgré un arrêt de 4 mois de la ponte.

Expér. n° 877. — Une femelle et un mâle de *R. prolixus* sont isolés le 3 mai, et nourris ce jour-là. Quatorze œufs fertiles sont pondus. Le mâle meurt le 20 mai. A partir de ce moment, tous les œufs, une quarantaine en trois mois, sont fertiles. La femelle meurt en septembre.

Expér. n° 882. — Une femelle et un mâle de *T. dimidiata* sont isolés le 14 avril. Le mâle meurt le 30 avril. Le 23, la femelle pond quatre œufs fertiles ; le 10 mai, six œufs fertiles. Ensuite, tous les œufs sont fertiles jusqu'à la mort de l'animal, en novembre.

Donc, en principe, chez les triatomes, les œufs restent fertiles jusqu'à la fin de l'activité génitale de la femelle. Il peut arriver cependant qu'une femelle vivant longtemps, pondre un nombre d'œufs inusité, jusqu'à la fin de son existence, et que ces œufs soient stériles à partir d'une certaine période.

Expér. n° 647. — Une femelle de *Triatoma rubrovaria* est isolée avec un mâle depuis juin 1933. Jusqu'au 3 février 1934, les œufs normaux ont été pondus, fertiles, dans une proportion de 90 %.

A partir de ce moment, à chaque ponte, une partie des œufs est stérile, comme on le voit dans le tableau qui suit :

19 février	11 œufs pondus	5 stériles
20 —	5 — —	0 —
22 —	4 — —	2 —
23 —	11 — —	4 —
27 —	5 — —	0 —
5 mars	15 — —	7 —
6 —	17 — —	10 —
8 —	16 — —	9 —
10 —	6 — —	5 —
12 —	30 — —	10 —
13 —	2 — —	0 —
15 —	21 — —	16 —
19 —	12 — —	8 —
26 —	37 — —	28 —
28 —	10 — —	8 —
30 —	5 — —	5 —
2 avril	12 — —	12 —
7 —	14 — —	13 —
11 —	2 — —	2 —

A partir de ce moment, la ponte continue au même rythme, mais tous les œufs sont stériles. De nouveau le 14 mai, c'est-à-dire plus d'un mois après la dernière ponte ayant fourni un seul œuf fertile, une ponte de huit œufs fournit une larve. Huit jours après, le 22 mai, sur une ponte de cinq œufs, il y a un œuf fertile. A partir de ce moment, tous les œufs pondus sont stériles jusqu'à la mort de l'animal, en novembre 1934.

Il semble que le contenu des spermathèques, qui se vident chaque jour davantage, est libéré de façon discontinue, intermittente. On peut noter qu'au début, le nombre d'œufs stériles est à peu près proportionné au total des œufs pondus. Quand la ponte est peu importante (deux à cinq œufs), ils sont tous fertiles ; quand ils sont plus nombreux, la moitié ou plus est stérile (sept sur quinze, dix sur dix-sept, seize sur vingt et un, dix-sept sur trente). A la fin même, pour les pontes de deux œufs, la stérilité est complète.

Notons également que dans ce cas particulier les spermathèques étaient remplies de spermatozoïdes.

En dehors de ces cas particuliers, il arrive très souvent que la fécondation se fasse dans de mauvaises conditions et soit insuffisante.

Expér. n° 836. — Une femelle de *R. prolixus* est isolée après un repas de sang, et, ayant été en contact avec plusieurs mâles, elle pond une première fois des œufs fertiles, puis des œufs stériles jusqu'à sa mort, huit mois plus tard. Les spermathèques contiennent des spermatozoïdes.

Expér. n° 876. — Une femelle de *R. prolixus* est isolée à 28° après fécondation et repas de sang. Elle a pondu une vingtaine d'œufs fertiles, puis des œufs stériles jusqu'à sa mort, qui se produit cinq mois plus tard. Les Spermathèques contiennent des spermatozoïdes.

Le cas suivant est encore plus typique et montre que les mâles à jeûn dans certaines conditions que nous avons décrites plus haut, ont une action fécondante très insuffisante.

Expér. n° 850. — Une femelle de *R. prolixus* est nourrie le 30 mars puis isolée après avoir séjourné plusieurs jours avec des mâles à jeûn. Elle pond du 30 avril au 19 mai, 55 œufs stériles. Le 24 mai, elle pond 18 œufs dont deux évoluent, éclosent et donnent des larves parfaitement viables. A partir du 29 mai jusqu'au 13 août, elle pond 103 œufs stériles et meurt en septembre.

Cette fécondation de deux œufs au bout de deux mois, survenant au milieu d'une ponte totale de 176 œufs, s'explique difficilement, sinon par un manque de développement des spermathèques qui

n'ont malheureusement pas pu être examinées au moment de la mort. Nous avons montré plus haut que, lorsque la femelle est à jeûn, la cavité de ces organes ne se forme pas, et le sperme reste dans le canal éfférent. Il est possible que cela puisse se produire parfois chez une femelle normalement alimentée.

Nous pourrions multiplier les exemples, car nous avons observé ce fait pour toutes les espèces étudiées, en particulier *T. vitticeps* et *T. rubrovaria*. Pour *T. dimidiata*, les œufs d'une femelle isolée deviennent plus rarement stériles. Quant à *T. protracta*, qui pond relativement peu, sa ponte reste toujours fertile.

Il est difficile de donner une explication de ces faits. Nous avons pensé d'abord à une fertilisation insuffisante, mais dans presque toutes nos expériences nous avons constaté la présence de spermatozoïdes dans les spermathèques, au moment de la mort, qui survient parfois au bout de dix mois. Il faudrait alors admettre que les spermatozoïdes subissent une dégénérescence plus ou moins rapide suivant les circonstances.

Une troisième hypothèse peut également être envisagée. Nous avons dit, à propos des œufs, que le micropyle ne nous avait semblé apparent que chez *T. protracta*, sous forme d'une sorte de plage plus lisse que le reste du chorion et située à peu près à l'union des deux tiers supérieurs et du tiers inférieur de l'œuf. Existe-t-il chez les *Rhodnius* ? C'est possible, mais nous ne l'avons pas observé. On peut se demander s'il ne serait pas possible que dans certaines conditions, pour des raisons inconnues, le durcissement du chorion, l'obturation de l'orifice micropylaire puisse se produire avant la pénétration du spermatozoïde. Cette hypothèse d'un durcissement prématuré du chorion pourrait se défendre certainement si le processus de fécondation de l'ovule était le même que chez *Cimex*. On sait (Cragg, 1920), que chez les hémiptères les spermatozoïdes remontent dans la paroi même de l'oviducte jusqu'au follicule ovulaire ; la fécondation se fait à ce niveau avant la formation du chorion. Nous nous sommes demandé si, par analogie, il pourrait en être de même chez les triatomes ? Mais nous n'avons jamais constaté (ce qui n'est d'ailleurs pas une preuve) la présence de spermatozoïdes dans la paroi des oviductes et des follicules. Et puis, il existe une différence fondamentale entre les *Cimex* et les triatomes, et qui ne permet pas d'adopter cette opinion, c'est que, chez les premiers, les œufs sont embryonnés au moment de la ponte, ce qui ne se produit jamais chez les seconds.

CHAPITRE IX

LA PONTE CHEZ LES TRIATOMES

La femelle de triatomes, après un repas de sang pris, soit récemment comme nymphe, soit par elle-même après la naissance, pond après fertilisation un certain nombre d'œufs (1).

Combien de temps après l'éclosion la femelle commence-t-elle à pondre ?

Les opinions des auteurs sont assez divergentes à cet égard. Il n'y a là rien d'étonnant, car il faut tenir compte de la température, d'une part (les diverses recherches ont été faites à la température du laboratoire probablement, mais combien variable !), et, d'autre part, de la quantité de sang absorbée par l'animal. Il est certain que si la femelle ne pond pas après le premier repas de sang, c'est que, en général, ce repas est insuffisant, et le temps qui s'écoule entre la naissance et la ponte peut alors augmenter considérablement. Mais, en plus de ces facteurs, il y a des différences individuelles considérables.

César Pinto donne comme chiffre moyen pour la ponte des triatomes : trente jours après la copulation, Neiva, cinquante-trois jours après la naissance pour *T. megista* ; trente jours pour *T. infestans*. Autuori a vu *T. flavida* pondre au bout de quatre-vingt-dix-sept jours.

(1) Dans nos expériences, nous n'avons fait varier que la température et la fréquence des repas de sang. La concentration en vapeur d'eau a certainement une influence sur la reproduction et la ponte, surtout à des températures élevées, et surtout lorsque les insectes sont nourris à de longs intervalles. Nous avons cherché à maintenir autant que possible une humidité constante. Par la technique d'élevage que nous employons, nous obtenons une concentration en vapeur d'eau voisine de 80 pour 100.

En ce qui concerne *Rhodnius prolixus*, Uribe a constaté que la femelle se nourrit quinze jours après la naissance et pond vingt jours après. Mais les températures ne sont toujours pas précisées. Pour la femelle de ce même *Rhodnius*, Buxton prétend que de nombreux spécimens se gorgent le troisième et le quatrième jour et que le premier œuf est pondu le 13^e jour, à 24°.

Le tableau suivant montre les résultats que nous avons obtenus nous-mêmes. Les jours ont été comptés à partir de l'éclosion et non du premier repas de sang.

A 15° : <i>T. vitticeps</i>	maximum 70 jours
	minimum 53 jours
<i>T. dimidiata</i>	maximum 42 jours
	minimum 33 jours
<i>T. rubrovaria</i>	maximum 60 jours
	minimum 47 jours
<i>T. protracta</i>	n'a pas pondu
<i>R. prolixus</i>	— — —
A 22° : <i>R. prolixus</i>	maximum 30 jours
	minimum 18 jours
<i>T. vitticeps</i>	maximum 50 jours
	minimum 30 jours
<i>T. dimidiata</i>	maximum 50 jours
	minimum 27 jours
A 25° : <i>T. vitticeps</i>	maximum 30 jours
	minimum 21 jours
<i>T. dimidiata</i>	maximum 23 jours
	moyenne 17 jours
	minimum 14 jours
<i>T. rubrovaria</i>	maximum 36 jours
	minimum 20 jours
<i>R. prolixus</i>	maximum 18 jours
	minimum 14 jours
A 30° : <i>T. vitticeps</i>	maximum 39 jours
	minimum 16 jours
<i>T. dimidiata</i>	maximum 29 jours
	minimum 16 jours
<i>R. prolixus</i>	maximum 14 jours
	minimum 9 jours

Il est naturellement nécessaire de nourrir les adultes le plus tôt possible après la naissance. A 30°, *T. vitticeps* peut se gorgier au bout de sept jours ; *T. dimidiata* au bout de cinq à sept jours ; *R. prolixus* au bout de trois à six ; *T. rubrovaria* au bout de trois jours par exemple. Il faut également répéter les repas au moins

tous les huit jours, surtout à des températures élevées ; les temps maxima observés à 30° correspondent à des repas espacés.

En principe, à 30°, *R. prolixus* peut pondre après un seul repas et la ponte peut avoir lieu le lendemain, si le premier repas a été un peu retardé, — parfois il faut deux repas. Pour les triatomes, c'est plus variable. Il en faut en général deux, souvent plus (jusqu'à quatre chez *T. vitticeps*). Par contre, des femelles de *T. dimidiata* ont pondu souvent après un seul repas.

A des températures plus basses (22°), le renouvellement du repas à intervalles fréquents a naturellement moins d'importance. Ainsi, deux femelles de *Rhodnius prolixus* à 22° ont été nourries, l'une (n° 939) deux fois, l'autre (n° 940) une seule fois (voir fig. 35). Elles ont cependant pondu, la première dix-huit jours, et la seconde vingt jours après la naissance de la femelle.

Il y a d'ailleurs des variations individuelles importantes chez les spécimens d'une même espèce, placés dans des conditions identiques. Ainsi, avec *T. dimidiata*, nous avons observé le fait suivant : trois femelles sont nées le 22 février 1933 ; leur premier repas a eu lieu le 2 mars. La première a pondu le 8 mars, la deuxième le 10 mars, la troisième le 17 mars, c'est-à-dire respectivement, quatorze, seize et vingt-trois jours après la naissance.

Cas particulier de T. protracta

Certains spécimens femelles de *Triatoma protracta* présentent des caractères tout à fait particuliers en ce qui concerne la ponte. Les larves rapportées par le professeur Brumpt de Californie (Etats-Unis) ont donné des adultes au mois de juin 1933. Ces adultes ont été conservés les uns à 25°, les autres à 30°. Entre juin 1933 et mars 1934, sur six femelles, deux œufs ont été pondus en tout. Ces adultes se sont gorgés de sang dix-huit fois. A partir du mois de mars, les femelles ont été séparées, avec chacune un ou plusieurs mâles. En mars, avril et mai, elles ont commencé à pondre de façon absolument régulière. La période de ponte a d'ailleurs été courte et les adultes ont vécu encore trois mois sans pondre.

S'agit-il de modifications dues aux conditions expérimentales ou bien ces longues périodes de repos se produisent-elles également dans la nature ? Il est certain que ces insectes vivent dans des pays à climat extrême et passent quelquefois plusieurs mois, quand le froid est intense, à l'état de vie ralentie dans le nid de *Neotoma fuscipes*. Nous avons d'autre part, depuis cette époque, des élevages qui se sont comportés, en partie, comme les autres triatomes (ponte au cours du deuxième, quatrième et cinquième mois).

Intensité de la ponte

Les différents auteurs qui ont étudié la biologie des triatomes ont recherché quel était le nombre des œufs pondus par une femelle.

Neiva (1913), au Brésil, a observé une femelle de *T. infestans*, qui pondit 163 œufs en 26 pontes se répartissant sur soixante-quinze jours. Ce chiffre était d'ailleurs exceptionnellement élevé.

Pour Nino (1927), la femelle pond de un à vingt-quatre œufs à la fois, au total cent.

Neiva, en 1910, a constaté que pour *T. megista* une femelle en cinq mois avait pondu 218 œufs en 38 pontes, par 8 à 12 à la fois. La femelle pond en moyenne cinq jours après chaque repas. Les premières pontes sont de 15 à 25 œufs, les dernières de 2 à 4 œufs.

Pour *T. rubrofasciata*, le chiffre trouvé a été 182 œufs (Lafont).

Pour Campos (1923), à Guayaquil, *T. dimidiata* effectue des pontes successives durant quinze à trente jours, chaque ponte étant composée de soixante œufs en moyenne et suivie d'une période de repos. Hoffmann a observé qu'une femelle de *T. flavida* avait pondu 370 œufs en dix semaines, puis 600 œufs jusqu'à sa mort ; ces chiffres paraissent d'ailleurs absolument anormaux.

C'est surtout sur *Rhodnius prolixus* ou *R. pictipes* que les recherches ont porté. Pour Uribe (1914), les œufs sont pondus de un à quatorze à la fois. Deux cents à trois cents œufs sont ainsi pondus en trente à cinquante fois, les premières pontes étant naturellement les plus abondantes.

Pour Buxton (1930), une femelle de *Rhodnius* effectue en moyenne quatre pontes, quand elle est nourrie au moment où la ponte cesse, c'est-à-dire à peu près une fois par mois ; exceptionnellement, elle effectue sept pontes avec 21 à 44 œufs en moyenne. D'après les statistiques obtenues, il ne semble pas que le nombre des œufs diminue à la fin. L'auteur remarque d'ailleurs que ce ne sont que des moyennes et ces renseignements ne valent pas ceux qui seraient obtenus par l'isolement de chaque femelle.

Hase (1933) a obtenu le chiffre de 513 œufs en 91 jours à 31° (moyenne 5,6), avec un maximum de 22 œufs en un jour.

Intensité totale de la ponte

Le nombre d'œufs pondus par une seule femelle, quelle que soit l'espèce considérée, est extrêmement variable suivant les spécimens. Il varie d'autre part, naturellement, suivant la température et le nombre de repas de sang.

Les tableaux ci-dessous montrent le nombre d'œufs pondus par une seule femelle à diverses températures et la moyenne par jour. Nous avons calculé le nombre de jours à partir de la première ponte et nous comptons un repas de sang avant cette ponte, car certains exemplaires ont besoin de plusieurs repas de sang avant de commencer à pondre.

Rhodnius prolixus : à 30°

115 œufs en	60 jours,	6 repas,	moyenne	1,90
303 —	175 —	11 —	—	1,07
124 —	105 —	7 —	—	1,17
156 —	43 —	6 —	—	3 6
701 —	240 —	26 —	—	2,9
360 —	180 —	15 —	—	2
324 —	69 —	10 —	—	4,8
152 —	69 —	6 —	—	2,2
50 —	69 —	3 —	—	0,7
111 —	69 —	2 —	—	1,6
120 —	47 —	3 —	—	2,5

Rhodnius prolixus : à 25°

400 —	300 —	34 —	—	1,3
220 —	110 —	12 —	—	1,1
110 —	120 —	5 —	—	0,8

Rhodnius prolixus : à 22°

111 —	64 —	9 —	—	1,7
91 —	66 —	5 —	—	1,3
52 —	45 —	2 —	—	1,1
70 —	122 —	7 —	—	0,5

T. dimidiata : à 30°

71 œufs en	120 jours,	6 repas,	moyenne	0,60
45 —	18 —	2 —	—	2,5
214 —	170 —	12 —	—	1,2
198 —	76 —	11 —	—	2,6
165 —	81 —	7 —	—	2,02
64 —	57 —	3 —	—	1,1

T. dimidiata : à 25°

190 œufs en	170 jours,	16 repas,	moyenne	1,1
110 —	90 —	12 —	—	1,22
64 —	90 —	5 —	—	0,71

T. dimidiata : à 22°

103 œufs en 135 jours, 8 repas, moyenne	0,7
175 — 190 — 15 — —	0,9

T. protracta : à 30°

96 œufs en 143 jours, 8 repas, moyenne	0,67
44 — 72 — 5 — —	0,61
45 — 56 — 3 — —	0,8
56 — 56 — 5 — —	1

T. protracta : à 22°

20 œufs en 120 jours, 8 repas, moyenne	0,10
33 — 120 — 8 — —	0,2

T. villiceps : à 30°

189 œufs en 169 jours, 10 repas, moyenne	1,1
110 — 122 — 9 — —	0,8
40 — 27 — 2 — —	1,4
104 — 70 — 7 — —	1,5
87 — 68 — 5 — —	1,3

T. villiceps : à 22°

53 œufs en 100 jours, 8 repas, moyenne	0,5
--	-----

T. rubrovaria : à 30°

112 œufs en 175 jours, 15 repas, moyenne	0,6
466 — 270 — 20 — —	1,8
102 — 90 — 6 — —	1,1

T. rubrovaria : à 22°

95 œufs en 130 jours, 11 repas, moyenne	0,7
---	-----

Ces résultats montrent qu'à 30°, l'espèce la plus prolifique est *Rhodnius prolixus*. Et cependant, nous n'avons pas obtenu de chiffres aussi élevés que ceux de Hase, qui a obtenu 290 œufs en 91 jours pour *R. pictipes*. Ce qu'on constate surtout, c'est l'extrême variabilité des résultats, puisqu'en 60 jours, une femelle pond 115 œufs, alors qu'une autre peut en pondre 156 en 43 jours ; et même 324 œufs en soixante-neuf jours. L'intensité de la ponte est donc étroitement conditionnée par le nombre des repas, à cette température ; à 20°, la nutrition a beaucoup moins d'importance.

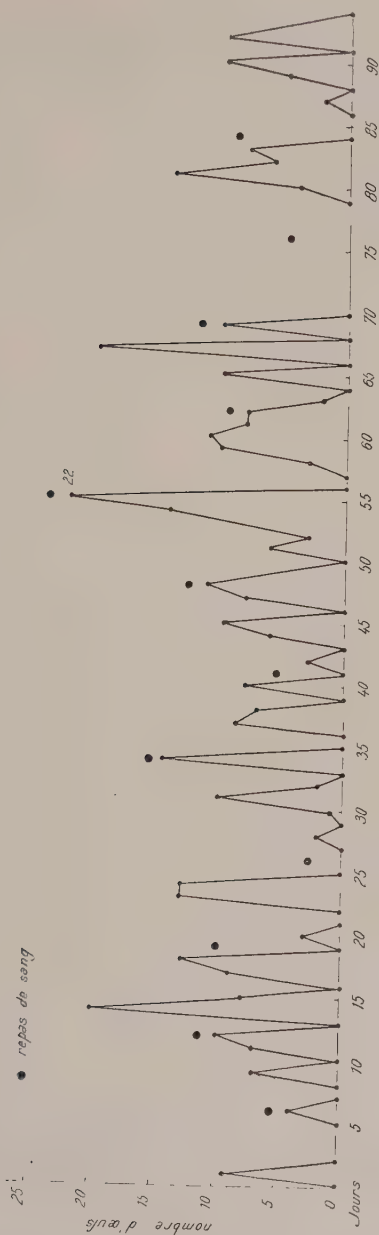


FIG. 31. — Rythme de ponte de *R. prolixus* à 30° (repas tous les 8 jours).

Pour les triatomés, *T. dimidiata* donne des résultats qui varient avec la fréquence des repas. La moyenne la plus élevée, 2,6, encore

assez éloignée des moyennes de *R. prolixus*, correspond au plus court intervalle entre les repas (tous les sept jours).

Pour *T. vitticeps*, la moyenne est plus faible encore (1,5).

Pour *T. rubrovaria*, la moyenne est également peu élevée (1,8). Mais, c'est avec une femelle de cette espèce (n° 647), que nous avons obtenu le plus grand nombre d'œufs (466 en deux-cent-soixante-dix jours). Dans ce cas, la durée de l'activité génitale a été exceptionnellement longue. Un mois avant sa mort, l'animal était couché sur le dos, remuant à peine, et continuant à pondre cependant, mais des œufs stériles. A l'examen de ses ovaires, on a constaté que toutes les gaines sans exception présentaient des œufs

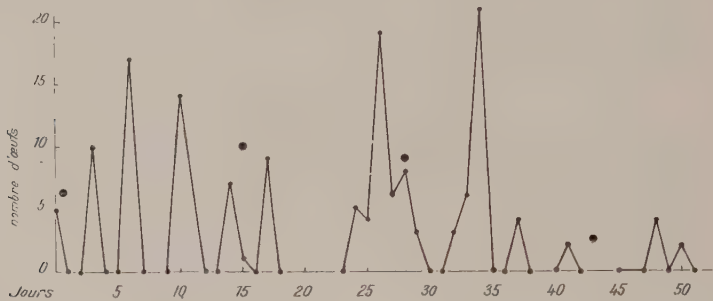


FIG. 32. — Rythme de ponte de *R. prolixus* à 30° (repas tous les 15 jours).

semblant définitivement formés, et un œuf était engagé dans le vagin.

Enfin, on voit que *T. protracta* est fort peu prolifique. La moyenne journalière n'a pas dépassé 1.

Intensité journalière de la ponte

Les moyennes journalières données plus haut ne représentent en rien l'intensité journalière de la ponte.

Le nombre d'œufs pondus par jour est également variable avec la température et le nombre de repas.

Hase (1934) a montré que pour *R. pictipes*, le nombre maximum est de 22 par jour, à la température de 30° (1 repas tous les 6 jours).

Pour *Rhodnius prolixus*, nous avons obtenu les chiffres suivants :

à 22° :

Repas tous les 8 jours : 16 (1 fois), 14 (1 fois), 11 (3 fois).
 — — 15 — : 11 (1 fois), 15 (1 fois).
 — — mois : 9 (1 fois).

à 25° :

Repas tous les 8 jours : 19 (2 fois), 18 (3 fois), 17 (2 fois).
 — — 15 — : 19 (1 fois), 17 (1 fois).
 — — 30 — : 16 (1 fois), 14 (2 fois).

à 30° :

Repas tous les 8 jours : 22 (1 fois), 20 (1 fois), 19 (1 fois).
 — — 15 jours : 21 (1 fois), 19 (1 fois), 17 (1 fois).
 — toutes les 3 semaines : 11.
 — tous les mois : maximum : 21 (1 fois).

Le maximum n'est donc pas absolument proportionnel au nombre des repas.

Le nombre d'œufs pondus par les triatomes est certainement inférieur aux chiffres précédents. *T. protracta*, par exemple, pond très peu d'œufs à la fois :

A 30°, on trouve pour divers spécimens des maximum de 9, mais exceptionnellement ; en général, 6 à 7 ; quelquefois, le nombre ne dépasse pas 5.

A 20°, le maximum ne dépasse pas 4.

De plus, le maximum est très variable suivant les spécimens, et indépendant de la façon dont est nourri le triatome ; ainsi, à 30° pour *T. dimidiata*, on a trouvé une fois 17 (repas tous les 15 jours), contre 7 (repas tous les 8 jours). On trouve souvent 13, plus souvent 11. Tout à fait exceptionnellement, nous avons observé une femelle de *T. dimidiata*, qui a pondu soixante œufs en 3 jours.

A 22°, le maximum pondu en un jour par *T. dimidiata* est de 5 œufs.

Pour *T. vitticeps*, à 30°, le maximum est le plus souvent de 12 ; une seule fois, nous avons trouvé 17. A 20°, le maximum est 6 œufs.

T. rubrovaria semble plus prolifique. A 28°, nous avons obtenu assez fréquemment des pontes de 15 œufs.

Rythme de la ponte

Plus intéressant que le nombre total d'œufs pondus par une femelle, ou le maximum pondu en un jour, est le rythme de la ponte, tel qu'il est conditionné par la température et surtout par la fréquence des repas.

Nous avons établi un certain nombre de courbes pour les diverses espèces aux températures de 30° et 22°, et pour des animaux nourris de façon variable, tous les huit, quinze, vingt-deux et trente jours.

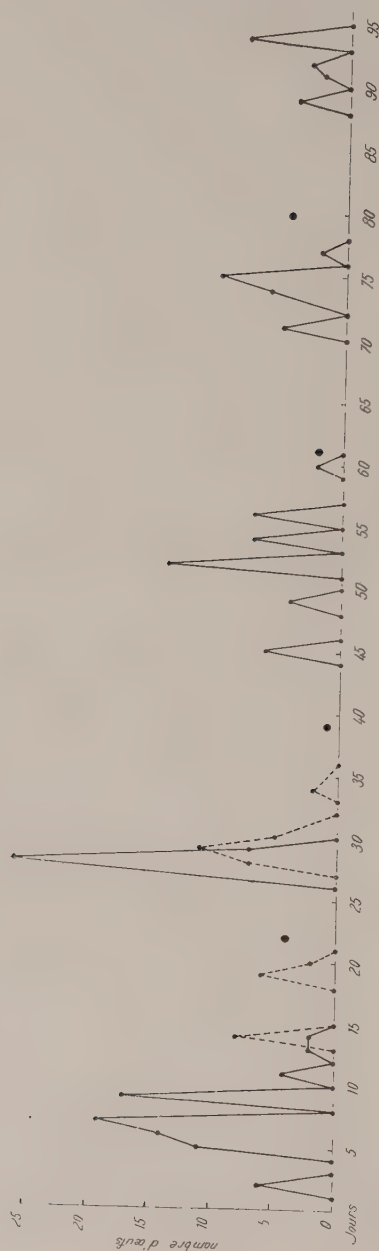


Fig. 33. — Rythme de ponte de *R. prolixus* à 30° (repas tous les 25 jours).
N° 964 (trait plein) a pondu 14 jours après la naissance (2 repas dans l'intervalle, au bout du 6^e et 12^e jours). N° 938 (en pointillé), a pondu 47 jours après la naissance (1 seul repas dans l'intervalle, au bout de 28 jours).

Pour chaque expérience, nous avons porté en abscisse les jours, et en ordonnée le nombre d'œufs. La courbe part, sauf dans certains cas, du jour de la première ponte.

Le nombre et la date des repas ayant précédé cette première ponte est également indiqué ; ils ont en effet une grande influence sur le rythme et l'importance futures de l'activité génitale de la femelle.

Rythme de ponte de Rhodnius prolixus

Nous avons étudié le rythme de ponte de *R. prolixus* à 30°, d'abord pour des spécimens nourris tous les huit jours.

On voit que la courbe est irrégulière. Le nombre d'œufs pondus par jour ne devient important qu'à partir du quinzième jour (après le deuxième repas). Les repas sont trop rapprochés pour que l'on puisse constater une influence très nette sur la ponte. En principe, on observe deux pontes deux jours successifs, puis, un jour de repos. Exceptionnellement, il y a ponte cinq jours de suite.

Hase (1934), en nourrissant une femelle de *R. pictipes* irrégulièrement, tantôt tous les quatre jours, tantôt tous les huit jours, a obtenu des pontes quotidiennes pendant 18 jours.

Nous n'avons pas cherché à faire gorger nos femelles aussi souvent, car, en général, elles refusaient tout repas avant les huit jours écoulés.

Le maximum obtenu par nous entre deux repas (espacés de huit jours) a été de 50 œufs. Hase a obtenu 48 œufs entre deux repas espacés de huit jours, 32, entre deux repas, espacés de quatre jours.

Quand la femelle est nourrie tous les quinze jours (fig. 32), on observe aussi des maxima de 19 à 21 en un jour. Le nombre d'œufs pondus entre deux repas est de soixante œufs à peu près, c'est-à-dire à peine supérieur au nombre obtenu en huit jours dans le cas précédent. On constate ainsi que la réponse au repas est quelquefois tardive, ou bien il se produit une première poussée au début, puis une seconde à la fin de la deuxième semaine.

La courbe n° 33 montre le rythme de ponte chez deux femelles nourries toutes les trois semaines. Elle montre aussi l'influence du nombre et surtout de l'intervalle entre les premiers repas sur l'activité génitale ultérieure. La première (en traits pleins) est née le 12 janvier ; son premier repas a eu lieu le 18 janvier ; son deuxième, le 24 ; enfin, elle a pondu deux jours après, le 26, pour la première fois. La seconde (en pointillé) a été nourrie pour la première fois le 26 décembre ; son second repas a eu lieu le 24 janvier (un mois après) ; elle a effectué sa première ponte le 7 février. Le second repas (24 janvier) a eu lieu le même jour ; or, on voit que la seconde a pondu onze jours après ; de plus, au lieu d'attein-

dre des chiffres journaliers élevés (dix-neuf), le chiffre n'a pas dépassé huit pour la seconde femelle.

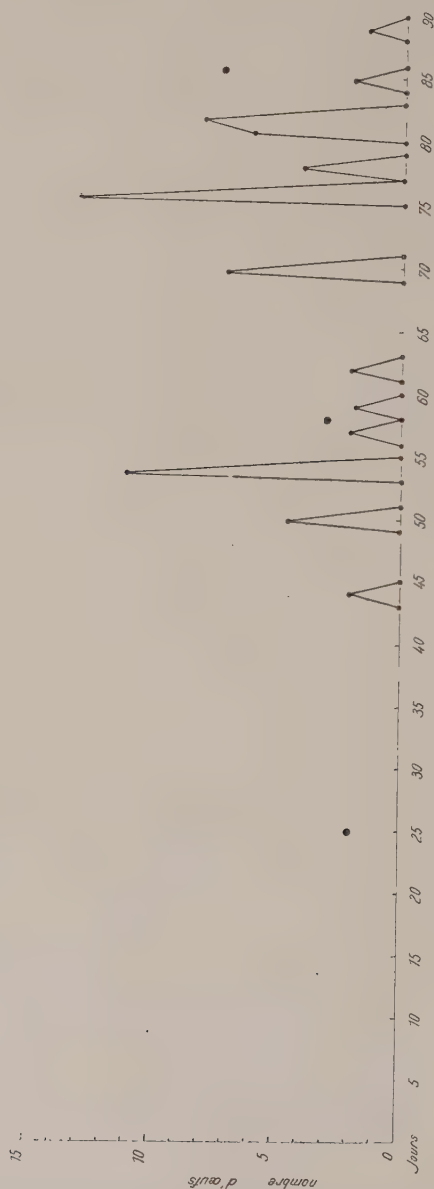


FIG. 34. — Rythme de ponte de *R. prolixus* à 22° (repas tous les mois).

On voit également que la courbe n° 1 présente des séries d'oscillations qui vont en s'atténuant, et tombe au zéro sept jours avant

le repas suivant. Après le second repas, la réponse est tardive (quatre jours), mais très nette : elle est unique et importante (vingt-six œufs). La femelle n° 2 répond le lendemain, mais sa courbe atteint un sommet bien inférieur, puis, les deux jours suivants, il y a encore deux pontes (cinq et deux œufs) ; sa courbe se relève encore un peu trois jours après, puis de nouveau neuf jours après.

Cette femelle d'ailleurs cesse de pondre à partir de ce moment-là, bien qu'ayant vécu encore plus de quatre mois.

A 22°, il est naturel de constater que le nombre d'œufs est très diminué et que le rythme de ponte est ralenti ; mais cependant, il y a des maximums journaliers importants (dix-sept œufs). De plus, nous avons vu que la ponte ne s'effectue qu'assez longtemps après le premier repas de sang. Les deux courbes de la fig. 35 montrent que les femelles ont été nourries le même jour (22 décembre). La femelle n° 939 (nourrie tous les huit jours), malgré un second repas, n'a commencé à pondre que 18 jours après.

Le maximum d'œufs pondus en un jour n'a été que de cinq entre les deux premiers repas, puis, les oscillations ont augmenté d'amplitude entre chaque repas suivant, sauf entre le quatrième et le cinquième, et ont atteint le chiffre dix-sept, la septième semaine, pour décroître considérablement la neuvième. Le nombre maximum entre deux repas a été de vingt-six œufs contre cinquante à 30°.

Lorsque le repas a lieu tous les quinze jours (femelle 940), fig. 35, en pointillé, la première ponte a lieu deux jours seulement après la femelle 939, bien que le repas du 3/1 ait fait défaut. Au début, les chiffres journaliers sont peu importants (10 œufs). On voit que, accidentellement, le cinquième repas (après la première ponte) a été donné 8 jours après le quatrième. Cependant, la réponse n'a été que très tardive et s'est traduite, il est vrai, par une ponte de 15 œufs 9 jours après.

Quand les repas ont lieu tous les mois, on voit que (figure 34) la première ponte a lieu quinze jours après le second repas, c'est-à-dire, un mois et demi après le premier repas de la femelle.

La femelle pond quelques œufs à plusieurs jours d'intervalle, un maximum au plus de 12 et 14 œufs se voit à la fin de chaque période.

Rythme de ponte chez Triatoma

La courbe de la figure 36 montre la ponte de *T. vitticeps* à 30°, nourris tous les 8 jours. Le nombre d'œufs pondus n'est jamais très important. La réponse au repas est tardive, parfois elle ne se pro-

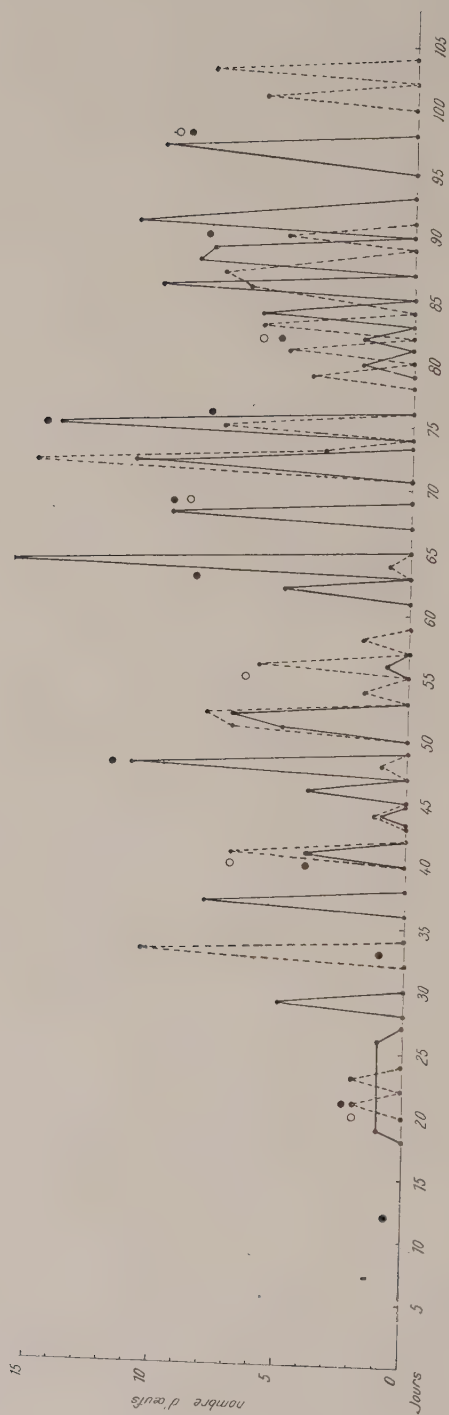


FIG. 35. — Rythme de ponte de *R. prolixus* à 22°. En trait plein : n° 939, repas tous les 8 jours (•). En pointillé : n° 940, repas tous les 15 jours (○).

duit même pas dans l'intervalle de deux repas. Dans l'exemple envisagé, la ponte n'est devenue importante qu'après le septième repas (32 entre le septième et le huitième repas, avec un maximum de 12 œufs).

Dans le cas de *T. dimidiata*, nous avons représenté sur la figure 37 le rythme de la ponte chez une femelle à 30°, nourrie tous les huit jours, et chez une femelle nourrie d'abord tous les huit jours, puis tous les 15 jours (fig. 38). On voit que dans le premier cas, l'intensité de la ponte est faible, le maximum observé a été de huit œufs après le sixième repas, puis les oscillations ont diminué d'amplitude. Dans le deuxième cas, au contraire, le maximum a été de 17 œufs, et malgré l'écart entre les repas, les oscillations sont demeurées très amples. La réponse de la ponte au repas de sang est également tardive et se produit 7 à 9 jours après. Nous avons cherché à accélérer de nouveau le rythme en revenant au repas tous les 8 jours. Mais la réponse a été de nouveau faible et tardive, et ce n'est qu'au bout de trois repas que nous avons réussi à retrouver des pontes succédant rapidement aux repas, mais avec des amplitudes beaucoup plus faibles (maximum de 10 œufs).

Nos expériences ont été faites également, en ce qui concerne *T. dimidiata*, à 20°. La femelle n° 896 a eu son premier repas le 3 janvier, a été nourrie le 15 janvier, puis le 1^{er} février. Pendant les deux périodes de 15 jours, elle a pondu 15 et 23 œufs ; nourrie ensuite seulement un mois plus tard, elle n'a plus pondu que 10 œufs ; mais par contre, le mois suivant, on a trouvé 30 œufs.

La femelle n° 895 a été nourrie tous les 15 jours. En un mois, elle a pondu 46 œufs ; le mois suivant, 40 œufs.

On voit que la ponte est, en plus du nombre des repas et de la température, une question individuelle.

Dans le cas de *T. protracta*, il ne nous a pas été possible d'expérimenter à des températures avoisinant 22°, car la ponte est infime et extrêmement irrégulière. Les courbes (fig. 39) montrent que même à 30°, les oscillations sont de faible amplitude et séparées par des intervalles parfois très longs. On voit qu'il y a également des variations assez importantes suivant les spécimens, et qu'une femelle nourrie tous les huit jours ou tous les quinze jours, a pondu des lots d'œufs moins importants que dans le cas où les repas étaient plus espacés (quatre au lieu de six). Dans ce dernier cas (femelle nourrie toutes les trois semaines), le temps qui s'est écoulé entre la ponte et le repas s'est accru au fur et à mesure : 1 jour après le second repas, neuf jours après le second, quinze jours après le troisième ; — en même temps, le nombre d'œufs diminuait chaque fois,

Durée de la période d'activité génitale des femelles

La vie des Triatomés est assez longue en général. Il nous a paru intéressant de chercher pendant combien de temps et à quelle période de leur existence les femelles pouvaient pondre. Mais auparavant, nous donnerons quelques indications sur leur longévité.

Longévité des Triatomés

Les divers auteurs qui ont étudié les Triatomés ont signalé certains faits concernant cette question.

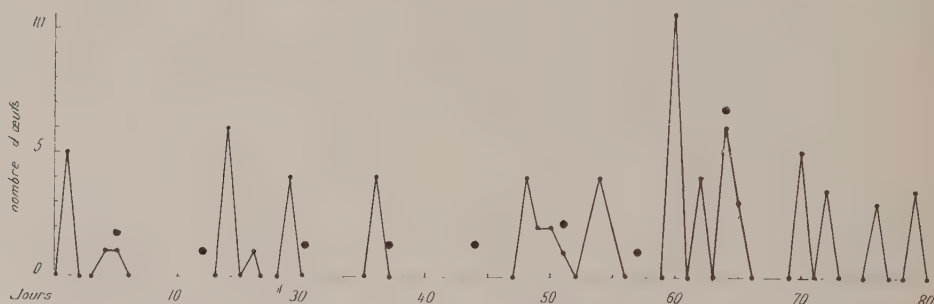


FIG. 36. — Rythme de ponte de *Triatoma vitticeps* à 30° (repas tous les 8 jours).

Pour Nino (1927), *T. infestans* vit un an ; pour Porter (1920), trois individus vécurent huit mois, dix mois, un an et cinq mois. Campos (1923) a constaté qu'une femelle de *T. dimidiata* peut vivre cent quatre-vingts jours. Ces différentes constatations ont été faites probablement à la température du Laboratoire, mais les auteurs n'ont pas donné de précisions, non plus que sur le nombre des repas.

La longévité varie considérablement avec la température et la nutrition. Une femelle à jeun de *Rhodnius prolixus* peut vivre, si elle n'a jamais été nourrie deux mois à 30°, 82 jours à 20°. Si elle a été nourrie plusieurs fois et si elle a déjà pondu, elle ne vit guère plus d'un mois et demi à 30° après son dernier repas.

Pour *Rhodnius*, nourri tous les huit jours à 30°, la plus grande longévité a été de huit mois ; mais c'est exceptionnel. La longévité est plus grande quand les repas sont espacés de 15 jours ; mais la mortalité redevient plus élevée quand ils sont espacés de trois semaines et surtout d'un mois.

Par contre, à 22°, le nombre de repas a beaucoup moins d'importance, comme il est facile de le prévoir. A cette température, il n'est pas rare d'observer des survies d'un an. Ainsi, une femelle nourrie toutes les trois semaines a vécu 358 jours, des femelles nourries tous les quinze jours ont vécu respectivement 300 et 330 jours.

Deux femelles nourries tous les huit jours ont vécu 210 et 240 jours.

La longévité des *Triatoma* est également très variable avec la température. Pour *T. dimidiata*, la longévité d'un an n'est pas rare à 22°. A 30°, deux femelles nourries tous les quinze jours ont vécu 240 et 300 jours, mais c'est assez exceptionnel.

A 30°, les *Triatoma* meurent rapidement s'ils ne sont pas alimen-

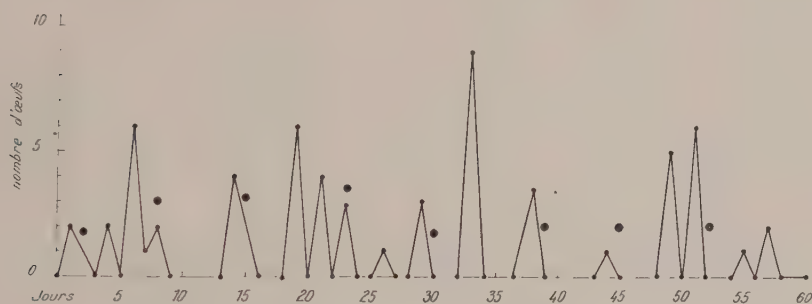


FIG. 37. — Rythme de ponte de *T. dimidiata* à 30° (repas tous les 8 jours).

tés au moins tous les 20 jours. En principe, il vaut mieux ne pas attendre plus de 15 jours.

Pour *T. rubrovaria*, nous avons observé un spécimen qui a vécu onze mois à 30°. Pour *T. vitticeps*, à cette température, la longévité n'a pas dépassé neuf mois.

En ce qui concerne *T. protracta*, les variations peuvent être considérables, quelles que soient les conditions. Ainsi, une femelle et un mâle sont nés le 10 juin 1933 et conservés à 30°. Le mâle est mort le 20 mai 1934 (onze mois à peu près), la femelle le 30 juillet 1934 (treize mois). Deux femelles ont vécu quatorze mois. Deux autres femelles, écloses le 20 juin 1933, ont vécu plus de seize mois à 30° (repas tous les quinze jours). Mais, en outre, pour cette espèce, la mortalité est souvent importante et certains spécimens ne vivent pas plus de quatre ou six mois à 22°. Nous verrons plus loin que certaines femelles de *T. protracta* pondent plusieurs mois après leur naissance. C'est dans ce cas que les longévités les plus importantes sont observées.

Période de ponte

Les graphiques ci-joints montrent à quel moment et pendant combien de temps une femelle peut pondre, ainsi que le nombre d'œufs pondus par mois pendant toute son existence. Les expériences ont été faites à 30°, à 25° et à 22°. Le O de la courbe correspond au premier repas fait après la naissance.

Nous avons vu que les femelles de *Rhodnius* pondent peu de

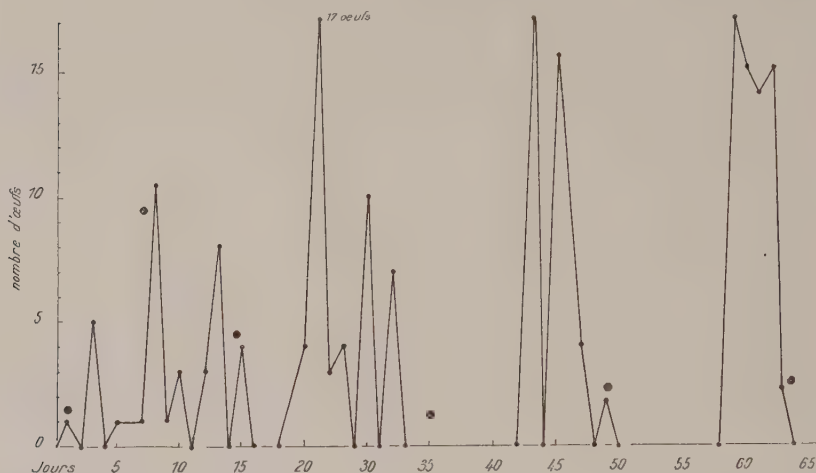


FIG. 38. — Rythme de ponte de *T. dimidiata* à 30° (repas tous les 8 jours puis 15 jours). (Comparer l'intensité de la ponte avec la courbe précédente).

temps après leur premier repas, presque toujours dans le cours du premier mois à 30°. Pour cette espèce à cette température, la ponte est toujours importante dès le premier mois. Le maximum d'œufs pondus se place, en général, dans le cours du deuxième mois (repas tous les 8 jours), parfois même le premier. Le maximum observé pour un mois a été de 141 œufs. A cette température, la durée de la période de ponte est variable. Certaines femelles pondent un grand nombre d'œufs, puis cessent au bout de trois mois (fig. 41).

Les femelles de *Rhodnius* à 30° peuvent pondre pendant presque toute leur existence. Il est exceptionnel de voir l'animal survivre plus d'un mois après l'arrêt de la ponte (n° 936), à moins toutefois que la nutrition soit insuffisante. Ainsi la femelle n° 937 (nourrie tous les 15 jours) a pondu de façon intense pendant les deux premiers mois. Pendant le troisième, la ponte a diminué fortement, puis s'est arrêtée complètement et l'insecte a vécu encore trois mois.

A 22°, la ponte s'arrête plus précocement, comparativement à la longévité qui est plus grande qu'à 30°, et la femelle vit plus long-

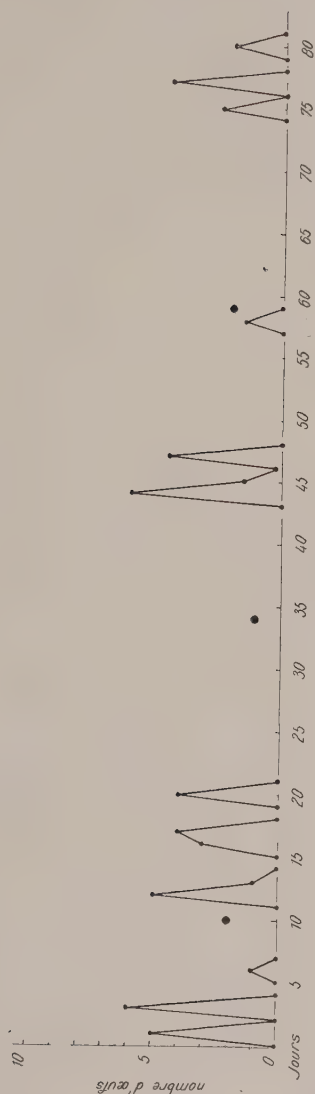


FIG. 39. — Rythme de ponte de *T. protracta* à 30° (repas tous les 25 jours).

temps après sa cessation. Cependant, dans le cas de la femelle n° 939, la mort est survenue très tôt, au bout de six mois et deux mois après la cessation de la ponte, qui avait été abondante au cours des deux premiers mois.

A 25°, naturellement, les femelles vivent et pondent de façon intermédiaire. Le début de la ponte est souvent plus tardif qu'à 30°. Elle est moins intense et dure un peu moins longtemps, proportionnellement à la longévité de la femelle ; tantôt elle s'arrête, comme à 22°, deux ou trois mois avant la mort ; parfois, au contraire, elle continue jusqu'au dernier mois (n° 835).

Buxton (1930) a émis l'hypothèse que, à température basse, l'activité génitale ralentie pouvait être compensée par une longévité et une période de ponte plus longue. Mais nos expériences nous ont permis de constater au contraire que, à 22° et à 25°, la durée de cette période est insuffisante pour que le nombre des œufs puisse

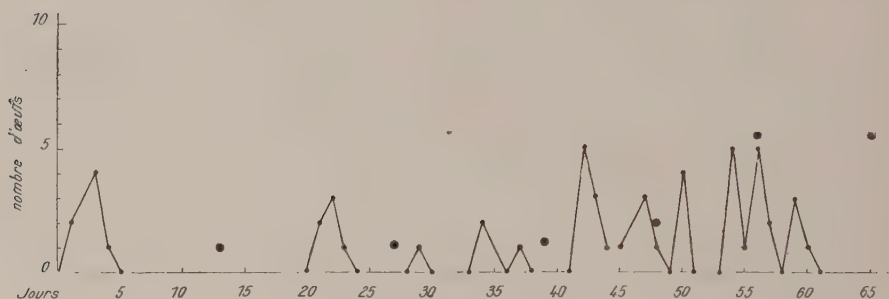


Fig. 40. — Rythme de ponte de *T. protracta* à 30° (repas tous les 15 puis tous les 8 jours).

égaler celui que l'on obtient à 30°, et dans des conditions identiques de nutrition, bien entendu.

Dans le cas des *Triatoma*, la ponte ne s'effectue jamais au cours du premier mois, sauf exception. Dans le cas de *T. dimidiata* (fig. 42), elle commence le deuxième en général, parfois même le troisième. Nous avons vu que cela pouvait dépendre de la façon dont l'insecte est nourri dès sa naissance. Le maximum obtenu en un mois a été de quatre-vingts œufs (n° 815), nourri tous les quinze jours), au bout du sixième mois. A partir de ce moment, la ponte s'est arrêtée, mais la femelle n'est morte que trois mois après, le neuvième mois.

Dans certains cas, il peut se produire un arrêt total de la ponte pendant plusieurs mois, sans que cette phase de repos ait été déterminée par une modification de la température et de la nutrition. Ainsi, la femelle 881 (fig. 42) s'est arrêtée de pondre le cinquième mois et a repris le neuvième mois (quatre mois de repos) pour atteindre, trois mois après, le douzième de son existence, un total

(cinquante œufs) équivalant à ceux des troisième et quatrième mois.

Deux courbes montrent également la ponte à 22°. La vie a été brève dans ces deux cas. La ponte a commencé également le deuxième mois, mais dans un cas (895), la ponte a duré trois mois et le nombre des œufs pondus a été exactement le même chaque fois (cinquante-cinq) ; l'insecte est mort deux mois après.

Dans l'autre cas (D. 896), il y a eu quelques oscillations avec un maximum de quarante-neuf œufs le deuxième mois (premier mois de ponte), puis un arrêt de ponte à partir du cinquième mois ; la mort est survenue le huitième mois (trois mois après).

On voit aussi sur la figure, la courbe de ponte d'une femelle de *T. rubrovaria* (n° 647), qui a vécu onze mois et a pondu pendant le troisième mois un total de 185 œufs en tout.

La fig. 43 montre également la courbe de ponte de *T. protracta*. Certaines femelles ont pondu dans les mêmes conditions que les autres Triatomines, c'est-à-dire le deuxième mois, et la ponte a duré une moyenne de six mois environ. Certaines femelles pondent quelquefois plus tard, le quatrième mois.

Enfin, nous avons observé tout un lot de femelles conservées à 30° et nourries tous les quinze jours, qui n'ont commencé à pondre qu'à partir du sixième mois. L'une a pondu encore pendant six mois, avec un maximum de cinquante et un œufs le huitième mois, elle est morte le quinzième mois. Une autre a pondu le douzième mois et pendant trois mois seulement. Il y a parfois, au cours de la vie de cette espèce, encore plus que pour toutes les autres, des phases de repos, mais qui ne dépassent pas deux mois au maximum. Les besoins de nutrition de cette espèce semblent également plus grands que pour les autres. Certaines femelles nourries tous les mois, et quelques-unes même nourries toutes les trois semaines, n'ont jamais pondu. Un repas tous les quinze jours au moins est souvent indispensable.

Enfin, à 20°, *T. protracta* pond très mal un très petit nombre d'œufs, et à des intervalles très grands, avec un retard qui est toujours d'au moins quatre mois.

Importance de la nutrition sur le développement des organes génitaux

Dans un des exemples cités plus haut à propos du rythme de ponte de *Rhodnius prolixus*, nous avons dit que le nombre des repas précédant la ponte avait une grande importance sur l'activité future de la femelle. Ainsi, la femelle n° 938 ayant été nourrie tous

les mois avant sa naissance. La date de sa première ponte a été retardée par rapport à la femelle n° 964, et de plus, l'intensité et la durée de la ponte a été extrêmement réduite (fig. 33).

C'est en effet un phénomène général. A 30°, il est donc absolument nécessaire de nourrir fréquemment les femelles de *Rhodnius* et surtout de Triatomés, aussi bien avant qu'après la première

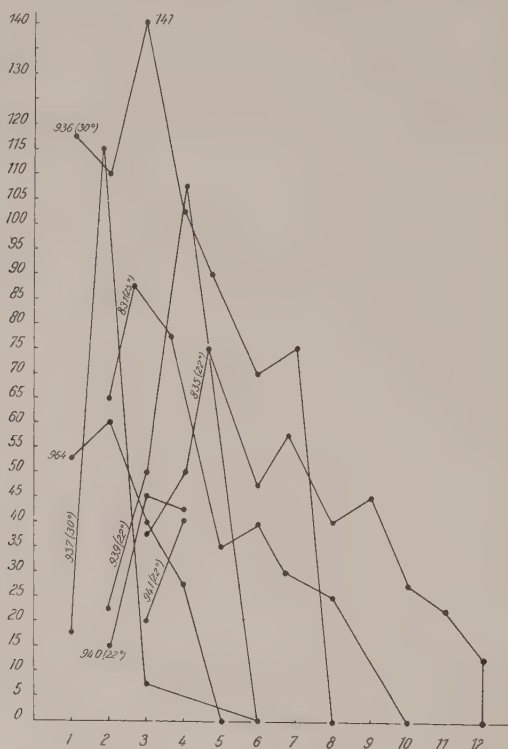


FIG. 41. — Période d'activité génitale de *R. prolixus* à différentes températures (les mois sont portés en abscisses).

ponte. Les premières, à la rigueur, supportent des intervalles de un mois entre les repas, alors que les autres meurent dans un pourcentage important des cas.

Nous avons essayé, chez des spécimens insuffisamment nourris au début, d'accélérer le rythme en augmentant le nombre des repas. En nourrissant plus fréquemment des *Rhodnius* qui avaient cessé de pondre au bout de quatre mois, nous n'avons pas obtenu de reprise de la ponte bien que les femelles se soient gorgées normalement et qu'elles aient vécu encore de deux à trois mois.

En nourrissant des femelles à un rythme accéléré alors que la période de ponte n'est pas terminée, au bout de un à trois mois on constate que l'intensité de la ponte est un peu augmentée, mais

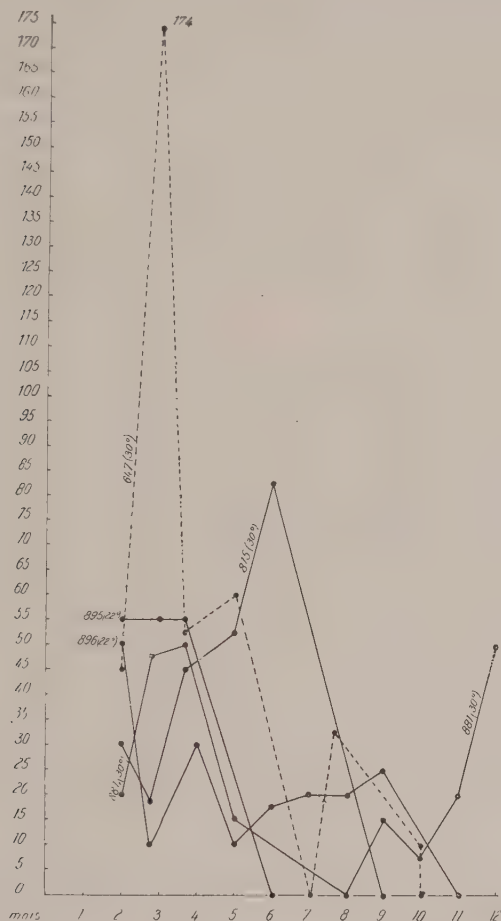


FIG. 42. — Période d'activité génitale de *T. dimidiata*.
En pointillé, *T. rubrovaria* (n° 647).

temporairement. Elle diminue ensuite et l'activité génitale cesse bientôt.

Il s'agit donc, non pas de variations individuelles, mais d'un phénomène bien déterminé. La preuve en est que le retard apporté à la ponte chez une femelle bien nourrie n'a aucune influence sur

l'évolution future de cette ponte en ce qui concerne son intensité et sa durée.

Il s'agit simplement, dans ce cas, d'un développement particulièrement lent des organes génitaux, mais sans conséquence. Par contre, une nutrition insuffisante pendant le développement de ces organes entraîne des altérations physiologiques qui semblent défi-

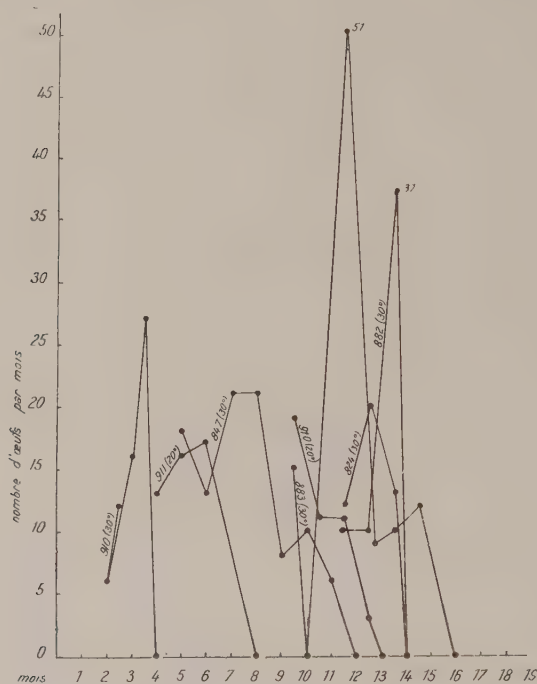


FIG. 43. — Période d'activité génitale de *T. protracta*.

nitives, irréversibles, et qui ne sont pas compensées par une accélération ultérieure du rythme des repas de sang.

Ces altérations ne sont pas compensées non plus par un séjour à basse température, à 22°, que ce séjour soit définitif ou simplement provisoire, les femelles étant remises ensuite à 30°. En principe, une femelle qui cesse de pondre à 30° ne pondra plus quelles que soient les conditions dans lesquelles elle est placée.

A des températures basses, à 22°, la question de la nutrition avant la première ponte a évidemment beaucoup moins d'importance. Le développement des organes génitaux est lent, on peut l'activer dans une certaine mesure en rapprochant les repas, mais

certaines femelles peu nourries avant cette date ont une activité génitale tout à fait comparable à celle des autres.

La ponte chez les femelles non fécondées

Les femelles de triatomés peuvent toujours pondre des œufs sans que la fécondation soit nécessaire. La date de la première ponte n'est pas retardée et, pour *Rhodnius* par exemple, on l'observe à 30°, soit quatre jours après le premier repas, soit vingt-cinq jours après le premier repas (avec deux repas dans l'intervalle). Nous avons vu, à propos de la ponte normale, que ces différences ne traduisaient souvent que des variations individuelles. De même, à 22°, les femelles ont pondu soit six jours, soit vingt et un jours après le premier repas.

Chez les triatomés (*T. vitticeps*, *T. dimidiata*, *T. rubrovaria*), le premier repas de ces femelles peut avoir lieu huit jours après la naissance. La date de la première ponte est très variable. Elle a lieu de quinze à trente jours après le premier repas. A 22°, la ponte peut avoir lieu le quarantième jour. Ici encore, il n'y a pas de différences marquées entre les femelles vierges ou fécondées.

Les différences résident plutôt dans l'intensité de la ponte et la durée de la période d'activité génitale.

Une femelle de *Rhodnius* à 30°, nourrie six fois (tous les huit jours), a pondu 122 œufs en quarante et un jours. Nourrie tous les quinze jours (trois repas), une autre n'a pondu que 36 œufs dans le même laps de temps. A 20°, une femelle nourrie tous les huit jours a pondu 49 œufs en quarante et un jours, et une autre, nourrie tous les quinze jours, 38 œufs.

Les moyennes journalières (2,8, 1,2 à 30°), sont donc nettement inférieures aux moyennes que l'on obtient avec des *Rhodnius* fécondés.

Dans le cas des triatomés, à 30°, une femelle de *T. vitticeps* a pondu 115 œufs en 180 jours (moyenne 0,6) ; une autre 90 œufs en 120 jours (moyenne 0,7).

Pour *T. dimidiata*, on a trouvé 53 œufs en cent-vingt jours, 95 œufs en cent-vingt jours ; 47 œufs en cent jours (moyennes, 0,8 et 0,4).

Au point de vue de son intensité journalière, une femelle de *Rhodnius* à 30°, nourrie tous les huit jours, a pondu une fois 13 œufs, mais en général, 8 à 9.

A 22°, le maximum a été de 6 œufs.

Pour *T. dimidiata*, le maximum a été de 8 œufs à 30°, contre 5 à 20°.

Pour *T. vitticeps*, nous avons trouvé 9 œufs à 30°, 6 œufs à 22°.

La période d'activité génitale des femelles non fécondées peut être extrêmement courte. Dans le cas de *Rhodnius*, nous avons observé des femelles à 30°, nourries tous les huit jours, ayant pondu pendant un mois et demi à trois mois, et qui vécurent encore quatre à cinq mois. A 22°, cette période est un peu plus longue, elle peut durer jusqu'à cinq mois, mais avec intermittence. Pour les Triatomés, *T. dimidiata* (à 30°, avec repas tous les huit jours), cesse de pondre dans ce cas vers le quatrième mois, parfois plus tôt.

Chez les femelles non fécondées, la survie est souvent aussi longue que chez les autres. La ponte est toujours possible, mais elle est beaucoup moins intense et la période d'activité génitale est très réduite.

CHAPITRE X

LE DÉVELOPPEMENT DE L'ŒUF DES TRIATOMES A TEMPÉRATURE CONSTANTE

Tous les phénomènes biologiques sont influencés par la température. Réaumur, dès 1735, a montré que la quantité de chaleur nécessaire pour obtenir une croissance déterminée, est constante. De Candolle, le premier, a exprimé de façon précise les rapports entre l'accélération régulière du développement avec la température.

Certains biologistes ont essayé d'adopter la loi de Van't Hoff, modifiée par Arrhénius, définissant les mêmes relations dans les réactions chimiques, aux phénomènes biologiques.

De nombreuses formules et leur représentation graphique ont été proposées. Dans l'ensemble, si on élimine les durées de développement aux températures extrêmes, toutes les courbes sont plus ou moins voisines et superposables et peuvent être indifféremment utilisées (E. Martini, 1929).

Seuil de développement

Les températures qui agissent sur le phénomène du développement ne partent pas forcément de 0°, mais au-dessus, du moins en ce qui concerne les insectes que nous étudions. Cette température limite est le *seuil du développement* (threshold of development). On l'a appelée aussi zéro physiologique, point critique, température effective minima. Il est évident que le calcul de la constante thermique ne doit se faire que pour des valeurs de la température, prises au-dessus de ce seuil.

Ce seuil peut être défini comme étant la température à laquelle le développement commence et au-dessous de laquelle le développement cesse définitivement (Peairs, 1927). Théoriquement, un organisme quelconque, œuf ou insecte, devrait pouvoir être conservé à cette température pour un temps indéfini (Sanderson et Peairs,

	TEMPÉRATURE	DURÉE DU DÉVELOPPE- MENT	VITESSE DU DÉVELOPPE- MENT	TEMPÉRATURE EFFECTIVE	CONSTANTE THERMIQUE
<i>T. vitticeps</i>	15	86	0,011	7	602
	20	43	0,022	12	516
	25	30	0,033	17	510
	30	24	0,042	22	528
	32	22	0,045	24	528
	34	22	0,045	26	572
<i>T. dimidiata</i>	15	75	0,014	2	150
	20	43	0,023	7	301
	25	25	0,040	12	305
	30	18	0,055	17	306
	32	17	0,058	19	323
	34	17	0,058	21	357
<i>R. prolixus</i>	15	pas de dével.			
	20	24	0,042	10	240
	25	15	0,066	15	225
	30	12	0,083	20	240
	32	11	0,09	22	242
	34	10	0,1	24	240
	35	10	0,1	25	250

1913). Mais on sait qu'une longue exposition, même à des températures modérées, peut amener la mort. En particulier, l'évolution de l'œuf, à ces températures-limites, se fait mal, car les conditions de milieu favorables sont difficiles à maintenir. L'humidité particulièrement a une grande influence, les organismes se défendant mal contre la dessiccation ou la saturation excessive.

La difficulté de déterminer le seuil de développement exact a conduit la plupart des auteurs à admettre comme seuil théorique

le point où la ligne des vitesses, menée par deux points, coupe la ligne des ordonnées.

Mais cette valeur ne correspond pas au seuil réel (Peairs, 1927, Shelford, 1929) ; le seuil réel est situé au-dessous du seuil théorique, mais il est très difficile à connaître pour les raisons données ci-dessus. Il n'est d'ailleurs pas fixe pour une même espèce, et varie suivant le degré d'humidité, suivant les générations envisagées et suivant l'état physiologique des spécimens étudiés (Shelford, 1927). Pour Hase (1930), le zéro physiologique est inexistant, puisque des phénomènes de métabolisme peuvent se produire à des températures voisines du 0 thermométrique.

On a cherché également à déterminer l'action du froid par des procédés histologiques, mais les recherches de Schuckman (1909) ont porté sur des températures très inférieures au seuil de développement et ne nous donnent pas de renseignements utiles.

Nos connaissances sur la température constituant la limite supérieure de développement sont encore plus restreintes. Il est probable que ce point est le même que celui de la limite mortelle (upper fatal limit), car il détermine certainement des troubles physiologiques définitifs. S'il existait un intervalle appréciable entre la limite supérieure de développement et le point mortel, on pourrait constater une latence dans le développement à ce stade, mais ce phénomène n'a jamais été observé (Uvarof, 1931) (1).

Il est donc certain que si, dans l'ensemble, la rapidité du développement croît avec la température, lorsque cette température devient trop élevée, le rapport cesse d'exister et la vitesse de développement se ralentit avant que la limite supérieure ne soit atteinte. La courbe se relève à l'extrémité et prend dans l'ensemble la forme d'un S (Prochnow, 1907, 1908, Glenn, 1922).

En ce qui concerne l'optimum de développement, on peut prendre la température à laquelle il se produit le plus rapidement. Mais, dans ce cas, ce point est assez proche de la limite mortelle et le pourcentage d'œufs ou d'individus arrivant au terme de leur évolution est très faible. Il est préférable, avec la plupart des auteurs, d'admettre la définition de Blunck (1914) : l'optimum est la température à laquelle le plus grand pourcentage d'individus accomplissent leur développement dans le temps le plus court.

(1) Cet auteur fait observer à ce propos que le phénomène appelé estivation qui est la période de vie ralentie présentée dans les conditions naturelles par certains insectes, à des températures relativement élevées, est dû à un abaissement du taux d'humidité.

Constante thermique

D'après la loi de Réaumur, il y a donc une relation constante entre la température et le temps nécessaire pour arriver à un état de développement déterminé. C'est la constante thermique qui représente l'énergie calorifique nécessaire. En pratique, il est impossible de mesurer cette énergie sous forme de calories. On a donc adopté une méthode permettant d'additionner les températures agissant pendant un jour, ou jours-degrés. Puis on n'a tenu compte que des températures effectives, au-dessus du seuil de développement.

Sanderson, Peairs et Blunck ont trouvé une expression mathématique des rapports entre la température et le développement. Si T est la température à laquelle s'est effectué le développement, K le seuil de développement, D sa durée, le produit

$$(T - K) D = C \text{ (Constante)}$$

C est la constante thermique. C'est la formule d'une hyperbole. Quand deux points de la courbe ont été déterminés expérimentalement, la formule permet de déterminer les autres et de construire la courbe tout entière.

Elles permettent également de calculer le seuil de développement d'après les données de deux expériences faites à des températures où les résultats sont faciles à obtenir, en utilisant les deux équations :

$$(T - K) D = C$$

$$(t - k) d = c$$

$$\text{d'où} \quad K = \frac{dt - DT}{d - D}$$

L'exactitude de cette formule a été prouvée par le fait que les températures nécessaires pour obtenir un développement complet en un nombre donné de jours, qu'elles soient calculées ou obtenues empiriquement, sont concordantes.

Mais la représentation graphique de la formule qui donne la constante est trop compliquée. On utilise plutôt la réciproque de l'hyperbole. La formule devient donc :

$$\frac{T - K}{D} = \text{constante.}$$

C'est l'équation d'une droite (von Cettingen, 1879). Dans le graphique, les températures sont portées en ordonnées et l'inverse de la durée de développement en abscisses. La valeur réciproque $\frac{1}{D}$ est

la fraction du développement total accomplie pendant une unité de temps à la température $T - K$. C'est l'unité de développement (Prochnow 1907, Sanderson 1910, Shelford 1926). Elle exprime la vitesse relative du développement et la ligne droite montre l'accélération du développement due à l'augmentation de la température. Chaque point de la courbe est l'indice du développement pour une température donnée.

Comme pour l'hyperbole, et plus simplement encore, il suffit de connaître deux points. En les réunissant par une droite que l'on prolonge de part et d'autre, on obtient la ligne des vitesses. Le point où cette ligne coupe la ligne des ordonnées (température) est le seuil théorique.

Développement des œufs de Triatomes à température constante

Les différents auteurs qui se sont occupés de l'évolution des œufs de Triatomes ont observé les faits suivants :

En ce qui concerne *Rhodnius prolixus*, Uribe a constaté que les œufs se développaient en 12 jours à 27-32°, en 10 à 11 jours à 34°. A 37°, les embryons mouraient les 3 ou 4 premiers jours.

Larrousse constate le développement en 15-20 jours à 25°.

Pour Hase (1933), l'œuf de *R. pictipes* éclôt en 11 à 15 jours à 30°, en 37 à 48 jours à 17°-22°.

En ce qui concerne les Triatomes, l'œuf de *T. megista* se développe en 30 jours en moyenne, 25 à 30 jours les mois chauds, en 30 à 40 jours, les mois froids (Neiva, 1910) ; à 37°, ils n'évoluent pas.

Pour Neiva (1913), l'œuf de *T. infestans* se développe en 20 à 25 jours. Pour Pinto (1925), il faut 23 jours en juillet, dans le cas de *T. vitticeps*.

Dans nos expériences, les deux premiers points ayant servi à établir la ligne d'accélération du développement, ont été déterminés en mesurant le temps de développement à 20 et à 30°, c'est-à-dire à des températures comprises dans la zone où la loi de la constante thermique se vérifie. Comme unité de temps, nous avons choisi naturellement le jour et la constante thermique a été calculée en jours-degrés.

Pour les calculs, la difficulté provient surtout du fait que des œufs, pondus au même moment par un seul Triatome ou *Rhodnius*, éclosent à plusieurs jours d'intervalle, comme on le verra plus loin. Nous n'avons donc tenu compte pour chaque lot d'œufs pondus par une ou plusieurs femelles que de la durée de développement du premier œuf éclos. Les chiffres donnés dans les tableaux

et qui ont servi à établir les courbes sont des moyennes de ces premières éclosions.

Le seuil de développement calculé (fig. 4), c'est-à-dire le point où la ligne de vitesse coupe l'ordonnée, est variable suivant les espèces : 13° pour *T. dimidiata*, 10° pour *Rhodnius prolixus*, 8° pour *T. vitticeps*. Pour *T. rubrovaria* et *T. protracta*, les valeurs sont à peu près les mêmes que pour *T. dimidiata*. Nous n'avons donc pas établi les courbes pour ces deux espèces.

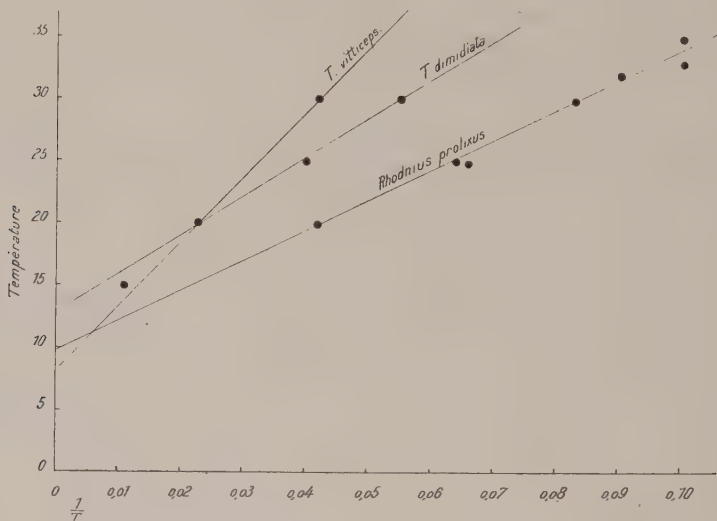


FIG. 44. — Vitesse de développement de *R. prolixus*, *T. dimidiata* et *T. vitticeps*. Au lieu de $\frac{1}{T}$, en abscisse, il faut lire $\frac{1}{D}$ (inverse de la durée de développement).

Ce seuil de développement théorique est forcément différent du seuil réel. La ligne des vitesses ne traduit la réalité des faits que dans la zone optimum de développement. Elle s'incurve vers le bas à partir d'une certaine température ; le seuil réel est nécessairement plus bas que le seuil théorique. Citons comme exemple certain diptère, *Lucilia sericata*, pour qui le seuil théorique est 12° et le seuil réel observé entre 9 et 10° (G. Cousin, 1932). Nous avons signalé plus haut les difficultés qu'il y avait à établir ce seuil réel. Les résultats sont forcément approximatifs. La seule méthode pratique est celle des coupes. La limite supérieure de développement est également très difficile à fixer et nous avons vu qu'il est impossible de la distinguer du point mortel (upper fatal limit). Pour

Rhodnius prolixus par exemple, on obtient un début de développement à 37°, mais jamais d'éclosion, à 40° l'œuf meurt. Ce que l'on peut dire, c'est que le développement se ralentit au-dessus de 34° pour *Rhodnius prolixus* et ne s'accomplit pas complètement au-dessus de 35°. Pour les Triatomes, on obtient un maximum de vitesse à 32°, à 35° on n'obtient pas d'éclosion.

	Seuil théorique	Seuil réel
	—	—
<i>T. vitticeps</i>	8°	entre 7° et 8°
<i>T. dimidiata</i>	13°	8°
<i>T. rubrovaria</i>	13°	7°
<i>T. protracta</i>	12°	7°
<i>Rhodnius prolixus</i> .	10°	6°

Lignes de vitesse de développement

Si on observe les courbes pour trois espèces très différentes comme *T. vitticeps*, *T. dimidiata*, *Rhodnius prolixus*, on voit combien leur inclinaison est variable. A 33°, en effet, la durée du développement de l'œuf est respectivement 24, 18 et 12 jours ; à 25° : 30, 25 et 15 ; à 20° : 43, 43 et 24 ; à 15° : 86 et 75 jours. A cette dernière température, nous n'avons pas pu obtenir l'évolution complète de l'embryon de *Rhodnius prolixus*.

On voit aussi qu'à 20° les courbes de *T. vitticeps* et de *T. dimidiata* se croisent pour se séparer ensuite, la vitesse de développement de l'œuf de *T. vitticeps* étant toujours la plus lente à partir de cette température.

Constante thermique

La loi de la constante thermique se vérifie pour les différentes espèces que nous avons étudiées entre 20 et 30 degrés (33° pour *R. prolixus*). Elle oscille entre 510 et 528 pour *T. vitticeps* ; entre 301 et 306 pour *T. dimidiata* ; entre 324 et 344 pour *T. rubrovaria* ; entre 225 et 240 pour *Rhodnius prolixus*.

On voit aussi qu'au-dessous de 20° et au-dessus de 33°, les valeurs de cette constante traduisent l'irrégularité de la courbe de développement :

602 à 15°, 572 à 34°, dans le cas de *T. vitticeps*.

150 à 15°, 357 à 34°, dans le cas de *T. dimidiata*.

0 à 20°, 250 à 35°, dans le cas de *Rhodnius prolixus*.

Optimum thermique

Nous avons dit plus haut que l'optimum thermique n'était pas la température à laquelle le développement s'effectue avec la plus grande rapidité, mais celle à laquelle le plus grand pourcentage d'embryons était susceptible d'arriver à un développement normal (Blunck 1923, Peairs 1927).

Nos recherches sur cette température optimum nous ont permis d'obtenir les résultats suivants :

A 15°

<i>T. dimidiata</i>	14	pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i>	28	pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i>	18	pour 100	—
<i>T. protracta</i>	21	pour 100	—
<i>R. proluxus</i>	0	pour 100	—

A 20°

<i>T. dimidiata</i>	58	pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i>	64	pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i>	50	pour 100	—
<i>T. protracta</i>	68	pour 100	—
<i>R. proluxus</i>	60	pour 100	—

A 25°

<i>T. dimidiata</i>	70	pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i>	70	pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i>	65	pour 100	—
<i>T. protracta</i>	81	pour 100	—
<i>R. proluxus</i>	79	pour 100	—

A 30°

<i>T. dimidiata</i>	82	pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i>	90	pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i>	80	pour 100	—
<i>T. protracta</i>	90	pour 100	—
<i>T. proluxus</i>	90	pour 100	—

A 34°

<i>T. dimidiata</i>	16	pour 100	d'éclosions
<i>T. vitticeps</i>	18	pour 100	—
<i>T. rubrovaria</i>	15	pour 100	—
<i>T. protracta</i>	21	pour 100	—
<i>R. proluxus</i>	25	pour 100	—

L'optimum thermique est entre 25 et 30°. Ces chiffres, en ce qui concerne *R. prolixus* à 20°, sont en désaccord avec ceux obtenus par Hase (1933), pour *R. pictipes*. Il obtient un développement en 37 à 48 jours à 17-22°, avec 78 pour 100 de mortalité. Cela prouve l'inconvénient qu'il y a à ne pas expérimenter à une température constante et à prendre des moyennes : les conditions sont complètement transformées et les résultats parfois tout à fait inattendus.

Eclosion successive des œufs

Les auteurs qui ont étudié la ponte des Triatomes et de *R. prolixus* en particulier ont été frappés du fait que l'éclosion se faisait de façon irrégulière pour des œufs pondus au même moment et qui ne commencent pas leur développement avant la ponte comme dans le cas de *Cimex*.

En ce qui concerne *R. prolixus* à 30°, la différence entre la première et la dernière éclosion a été par exemple de 2 jours (pour 9 œufs), 4 jours (pour 4 œufs), 4 jours (pour 3 œufs), 4 jours (12 œufs). On voit donc que la différence n'est pas nécessairement proportionnelle au nombre d'œufs. A 20°, la différence est à peine plus grande : 6 jours (5 œufs), 4 jours (7 œufs), 7 jours (20 œufs).

Pour les Triatomes, les résultats sont plus variables. Ainsi pour *T. rubrovaria*, à 30° : 9 jours (11 œufs), 11 jours (21 œufs). A 20° : 3 jours (15 œufs).

Pour *T. dimidiata*, à 30° : 5 jours (3 œufs), 4 jours (5 œufs), 2 jours (13 œufs) ; à 20° : 3 jours (5 œufs), 3 jours (10 œufs).

Pour *T. protracta*, à 30° : 3 jours (9 œufs), 3 jours (4 œufs).

Pour *T. vitticeps*, à 30° : on trouve 2 jours (13 œufs), 5 jours (8 œufs), 2 jours (8 œufs), 7 jours (6 œufs) ; à 20°, on trouve 4 jours (8 œufs), 7 jours (4 œufs), 4 jours (8 œufs).

Ces exemples montrent que dans le cas des triatomes également, la différence entre la première et la dernière ponte, pour un même lot d'œufs, n'est pas proportionnelle à la quantité d'œufs, ni à la température.

CHAPITRE XI

L'ECLOSION

Le mécanisme de l'éclosion de l'œuf des insectes est encore assez obscur. L'accumulation d'air, la résorption du liquide amniotique par l'embryon et son augmentation de volume, l'afflux sanguin dans sa tête entraînent peu à peu la rupture du chorion et la sortie de la larve. Pour Sikes et Wigglesworth, qui ont récemment repris la question (1931), il ne s'ensuit pas une augmentation de pression interne de l'œuf, mais l'ouverture de la coque serait le résultat de l'activité musculaire de l'embryon.

Il est certain que l'éclosion est souvent précédée de mouvements rythmiques et parfois violents, mouvements d'allongement et de retrait, de la larve, qui sont destinés à rompre les enveloppes embryonnaires et le chorion de l'œuf. Chez les triatomés, ces mouvements, s'ils existent, sont absolument imperceptibles et le seul phénomène que l'on puisse constater est l'accumulation d'air au pôle inférieur de l'œuf.

Un grand nombre d'insectes présentent sur leur membrane embryonnaire un appareil d'éclosion ou de rupture de forme variable, qui est un épaississement chitineux de cette enveloppe. Chez les hémiptères (Kirby et Spence, Heymons, 1895-1906) ; chez les forficules (Heymons) ; chez les psocques (de Peyerhimoff, 1901) ; chez les Locustidæ et les Gryllidæ (Cape de Baillon 1919, Derville 1922, Cadet 1920) ; chez certains diptères (Breslau 1920). C'est ce qu'on appelle *la dent ovulaire* chez les phlébotomes (Howlett) ou organe de Kunckel chez les aphaniptères. Chez les anoploures (*Pediculus*, *Hematopinus*), Alessandrini (1919) a décrit un appareil d'éclosion tout à fait curieux : c'est une sorte de disque muni d'épines qui se détend brusquement et vient rompre les membranes.

L'organe est d'ailleurs fixé tantôt sur la membrane embryon-

naire, tantôt directement sur le tégument de la larve comme chez certains hémiptères aquatiques (R. Poisson, 1923).

Le rôle de cet appareil est certainement important pour certaines espèces, mais il peut parfois manquer. Ainsi R. Poisson a montré que chez les hémiptères aquatiques les gymnocerates présentent un appareil de rupture, tandis que les cryptocerates n'en ont pas : le chorion se rompt sous la poussée de l'afflux sanguin dans la tête.

Sikes et Wigglesworth ont constaté la présence d'épines spéciales sur la membrane embryonnaire de *Rhodnius*, *Cimex*. Nous en étudierons plus loin la morphologie. Mais chez ces insectes à œufs operculés, il y a une membrane à rompre mais pas de chorion à user par frottement. La pression sur le clapet semble seule nécessaire pour l'ouverture de l'œuf. En outre, les deux rangées de dents qui se réunissent sur la ligne médiane à la partie postérieure de la tête ne correspondent pas à l'orifice de l'œuf. Avant la naissance, la tête de la larve est hyperfléchie et c'est surtout le prothorax qui est en contact avec le clapet. « D'ailleurs, disent Sikes et Wigglesworth, il est possible que ces petites épines ne jouent aucun rôle dans la rupture des membranes, mais servent plutôt à empêcher la tête de retomber dans l'œuf lorsque le clapet se soulève. »

Mais doit-on nécessairement admettre que cet appareil a un rôle à jouer ? Ce n'est pas certain. Ainsi, Cape de Baillon a signalé que si dans le cas des orthoptères certaines espèces présentent un organe fonctionnant comme appareil de rupture, chez d'autres appartenant à des groupes très voisins, son rôle est secondaire dans le mécanisme de l'éclosion.

Le mode d'éclosion est variable même dans les différents groupes d'hémiptères. Chez les hémiptères aquatiques par exemple, la larve encore revêtue de sa mue sort complètement de l'œuf, puis « la membrane embryonnaire chitineuse se fend le long d'une ligne médio-dorsale dans la région mésonotale. Le thorax, puis la tête, puis successivement les pattes antérieures, moyennes et postérieures, se dégagent de cette enveloppe » (R. Poisson).

Chez les triatomés, le processus est tout différent. La larve se débarrassant de sa mue, parfois avant, mais en général au fur et à mesure de l'éclosion, puisque l'on trouve presque toujours les gaines des antennes qui sont restées engagées dans l'œuf et fixées à la paroi interne.

La pellicule est rejetée par la larve avant de naître (C. Pinto). « L'embryon de *T. dimidiatâ*, dit F. Campos, sort lentement en complète immobilité, se dépouillant en franchissant l'ouverture de

la pellicule qui l'enveloppe (sac amniotique) et qui, une fois brisée, reste entortillée sur le bord. »

Il arrive, exceptionnellement, que la larve sorte de l'œuf avec sa mue intacte ; mais elle n'arrive jamais à s'en débarrasser à l'extérieur et meurt alors rapidement.

On peut facilement suivre les différentes phases de la sortie de la larve de son enveloppe embryonnaire. La rupture se fait au niveau de l'union de la tête et du thorax suivant une ligne transversale. Toute la partie correspondant au dos et à l'abdomen se rétracte. La partie qui recouvre la tête et ses appendices bascule, se rabat en avant et entraînée vers la partie postérieure du corps par la rétraction des enveloppes élastiques des pattes, elle glisse sur la face ventrale et vient coiffer l'extrémité postérieure de l'abdomen. Les pattes ne se dégagent pas immédiatement car la larve entraîne toujours cette dépouille à l'extérieur ou tout au moins à l'orifice de l'œuf.

Mue embryonnaire

La dépouille telle qu'on la retrouve au dehors de l'œuf de *T. viticeps* par exemple, a la forme d'une capsule hémisphérique. A son sommet sont insérées deux antennes fortement chitinisées, très longues, larges et aplaties en forme de lame. Entre les antennes se trouve une sorte d'appendice conique, court et trapu, recourbé à son extrémité et recouvert à sa base et sur ses faces latérales d'écaillles très développées. En avant des pièces buccales, sur l'autre versant de la calotte, on voit les gaines de l'extrémité des pattes très courtes, bifides, émergeant chacune d'une masse rétractée. Plus en arrière est appendue une masse formée de l'enveloppe rétractée du dos et de l'abdomen. Seuls sont chitinisés avec les antennes, l'appendice médian et l'extrémité des pattes. Sur le versant correspondant au clypeus et à la partie dorsale de la tête, on trouve l'appareil d'éclosion : ce sont des denticulations en épines de rosier, régulièrement disposées en deux bandes longitudinales en arrière des pièces buccales, partant du voisinage des faces latérales de l'appendice médian et venant se rejoindre sur la ligne médiane tout à fait au bord de la calotte.

L'aspect général est exactement le même chez les autres espèces de triatomés, *T. rubrovaria*, *T. infestans*, *T. dimidiata*, *T. protracta* et *Rhodnius prolixus* et aucun caractère autre que celui de la taille ne nous semble permettre de distinguer ces espèces entre elles.

L'examen de l'embryon extrait de l'œuf peu avant l'éclosion

montre à quoi correspond cette dépouille : c'est l'enveloppe de la tête qui persiste seule intacte. L'appendice conique correspond au



FIG. 45. — Œufs de *T. vitticeps*, avec les mues embryonnaires, après l'éclosion.

labre. La gaine de la trompe proprement dite se rétracte complètement et on n'en retrouve qu'un court moignon conique repré-

sentant son extrémité légèrement chitinisée. Notons également que les pièces buccales, mandibules et maxilles, sont à ce moment repliées et enroulées et font légèrement saillie à l'extérieur dans quatre gaines individuelles. C'est seulement après dégagement complet de la tête que ces pièces s'allongent et prennent place dans la gaine de la trompe.

Notons aussi que de l'intérieur de la calotte sort toujours, comme le battant d'une cloche, une sorte de filament se terminant en pointe. Il semble s'insérer dans la cavité de la gaine du labre. Nous n'avons pas pu en préciser l'origine. Il ressemble beaucoup à ce que J.-H. Fabre a décrit et figuré chez la Réduve masquée (*Souvenirs entomologiques*, 8^e série, p. 99) : avant la sortie de la larve on voit une pellicule irisée qui fait hernie, qui se gonfle, qui éclate et qui est parfois projetée au dehors, « c'est une subtile coupe, demi-sphérique, à bords déchirés, qui se prolonge dans le bas en un délicat pédicule tortueux ». Fabre propose l'explication suivante. Le pédicule relierait l'enveloppe embryonnaire à une ampoule située sous le couvercle et qui serait gonflée par l'embryon. Par analogie avec nos réduvidés hématophages, cette explication semble difficilement acceptable. Il doit plutôt se produire chez la réduve masquée une déchirure complète de la partie antérieure de la mue embryonnaire, qui est poussée dans l'orifice operculaire, puis se retourne brusquement en donnant l'impression d'un éclatement. Ensuite, la larve se débarrasserait au dehors du reste de son enveloppe.

Origine de la mue embryonnaire

On sait que chez les hémiptères l'embryon est endoblastique. L'enfoncement de la bande germinative débute au niveau de la région postérieure. Le sac interne ainsi formé s'allonge parallèlement au grand diamètre de l'œuf. La paroi ventrale de ce sac s'épaissit et devient l'embryon tandis que l'autre devient l'*amnios*. Le reste du blastoderme entourant le vitellus devient la *séreuse*. Puis la cavité amniotique se ferme, les deux replis viennent en contact, la séreuse forme un revêtement continu. L'embryon est entouré de toute part par le vitellus.

Chez *Triatoma dimidiata* par exemple, la cavité amniotique est fermée à partir du quatrième jour, à 30°. Chez *R. prolixus*, c'est le deuxième jour.

Puis l'embryon, en se développant, est soumis au phénomène de la blastokinèse, c'est-à-dire que son extrémité céphalique, orientée vers le pôle inférieur de l'œuf, va se retourner et devenir extra-

vitelline. Chez les hémiptères particulièrement, le retournement se fait de la façon suivante : la séreuse et l'amnios se soudent au voisinage de la tête et la rupture des membranes se produit à ce niveau. Le fond de la poche amniotique se dévagine, si l'on peut dire, et l'embryon libéré se retourne complètement ; sa tête est dirigée vers le pôle antérieur de l'œuf et il est tourné vers la face ventrale sans

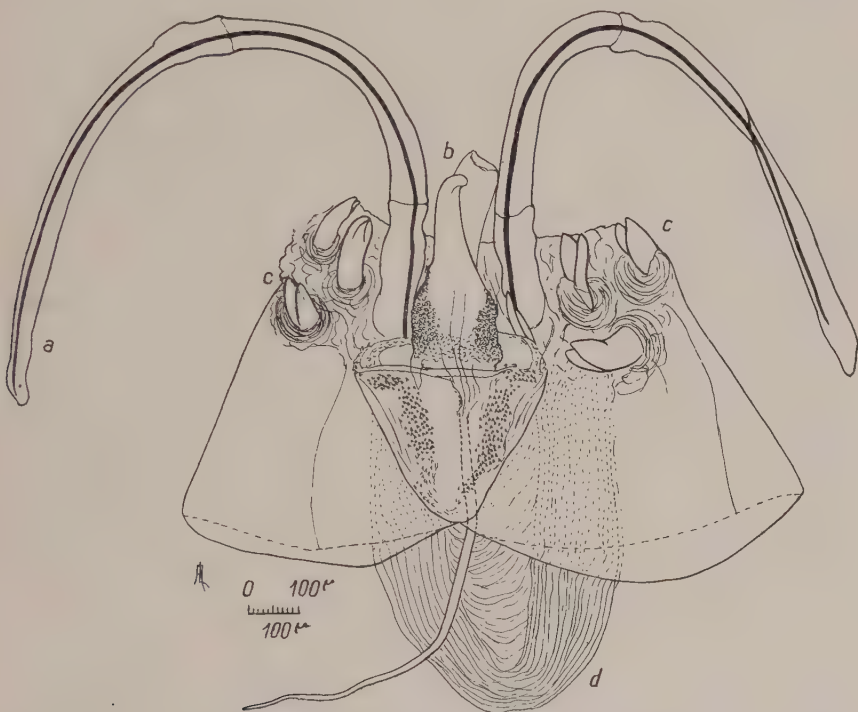


FIG. 46. — Mue embryonnaire de *Triatoma vitticeps* (vue dorsale). *a*, antennes ; *b*, labre ; *c*, extrémité bifide et chitineuse des gaines des pattes ; *d*, enveloppe rétractée du dos et de l'abdomen.

l'interposition d'aucune membrane. Il semble faire le tour complet du pôle inférieur. Ensuite, il remonte progressivement et la tête finit par arriver au niveau de l'opercule.

On peut suivre les mouvements de la tête grâce à la présence des yeux, qui sont déjà visibles par transparence. Ainsi pour *T. dimidiata* à 28°, la blastokinèse ne commence pas avant le sixième jour, parfois le neuvième. En général, dès le neuvième jour, l'embryon est complètement remonté et la tête est en place. Et c'est douze à quatorze jours plus tard qu'aura lieu l'éclosion.

C'est seulement à partir du moment où l'embryon est en place

que l'œuf de *T. dimidiata*, qui est blanc ivoire, commence à devenir rose. Pour l'œuf de *Rhodnius*, la formation de l'embryon est plus difficile à suivre, tout en étant uniformément pigmenté en rose vif. La fixation dans l'alcool, par exemple, est nécessaire. On peut ensuite faire passer l'embryon par l'essence de cèdre ou le terpinéol. Le vitellus devient transparent et l'embryon se détache nettement.

On a beaucoup discuté pour savoir ce que devenaient les membranes, séreuse et amnios, et si elles entraient ou non dans la constitution de l'ectoderme. Quoi qu'il en soit, au moment de l'éclosion, l'amnios n'entoure plus l'embryon déjà depuis longtemps. Le nom de membrane amniotique que l'on donne souvent encore à la membrane embryonnaire dont la larve se débarrasse en naissant, ne fait donc que perpétuer une erreur. Les différents auteurs s'accordent d'ailleurs actuellement à reconnaître qu'il s'agit d'une sécrétion cuticulaire.

Nous avons cherché à savoir à quel moment elle se formait. Elle n'existe pas tant que l'embryon n'occupe pas sa place définitive, tant qu'il n'a pas commencé à se pigmenter. Les épines qui ornent sa tête, l'appareil d'éclosion si l'on veut, ne se forment également que lorsque l'embryon est en place. La mue s'effectue alors, le quatorzième jour à 28° pour *T. dimidiata* et très rapidement on voit se former les pattes avec les griffes, qui n'ont qu'un rapport lointain avec l'extrémité grossièrement bifide des pattes de l'embryon.

Membrane interne de l'œuf

Au moment de l'éclosion, l'embryon est entouré d'un certain nombre d'enveloppes. Muir et Kershaw étudiant l'embryologie de certains homoptères, admettent qu'il y en a trois, de dehors en dedans : la séreuse, l'indusium (1) externe et la cuticule embryonnaire. Nous n'avons pas constaté la présence d'indusium chez les Triatomés. D'autre part, la séreuse a disparu depuis longtemps. A maturité, l'embryon est entouré, en plus de sa mue qui le moule parfaitement, d'une enveloppe anhyste que l'on a considérée comme une sécrétion cuticulaire de la séreuse ou membrane blastodermique (Wheeler), comme la membrane vitelline (2). Nous avons mon-

(1) L'indusium est une formation spéciale découverte par Wheeler (1890) chez l'embryon d'un locustide de l'Amérique du Nord (*Xiphidium ensiferum*).

(2) « Chez *Cimex*, entre la cuticule embryonnaire et le chorion se trouve une troisième couche, probablement la membrane vitelline, appelée par Speyer (1929) la membrane moyenne de l'œuf. » (Sikes et Wigglesworth).

tré, à propos de la morphologie des œufs, que le chorion est doublé par une membrane interne, très mince chez les triatomes et qui se déchire au niveau de l'orifice ; elle peut être facilement retirée avec l'embryon après fixation. Chez *Rhodnius*, elle est, par contre, très épaisse et constitue la partie résistante de l'œuf. Cette membrane interne n'est donc pas une formation secondaire, elle existe chez les œufs stériles et, chez les œufs fertiles, avant tout début de développement.

APPENDICE

LES COAPTATIONS ALAIRES CHEZ LES TRIATOMES

Les dispositifs coaptatifs existent chez de très nombreux insectes. L. Cuénot, en 1921, les a définis ainsi : « Les coaptations sont des ajustements mécaniques réciproques de deux parties indépendantes, réalisant un dispositif analogue à celui que constituent, par exemple, un bouton-pression et son logement, ou une lame de couteau se rabattant dans la rainure du manche. » Il peut y avoir des coaptations existant entre les pattes et la tête, entre les différents articles des pattes, entre les hémélytres et le thorax, entre les hémélytres et les ailes, ou coaptation des hémélytres entre elles. Chez beaucoup de phasmes, il y a coaptation de la tête et de la région proximale des fémurs des pattes antérieures, lorsque celles-ci sont étendues en avant dans la position de repos diurne. De même, les fémurs des pattes antérieures des nêpes présentent, du côté interne, une gouttière longitudinale dans laquelle vient s'enclaver le tibio-tarse dans la position du repos ou lorsque l'insecte saisit une proie.

Chez les hémiptères que nous étudions, nous envisageons seulement les coaptations alaires,

- 1° entre les hémélytres et le thorax,
- 2° entre les hémélytres et les ailes.

En ce qui concerne les coaptations entre les différents articles des pattes, elles semblent peu importantes comparativement à celles qui existent chez les hémiptères aquatiques dont les pattes présentent souvent une différenciation adaptée à une fonction accessoire. Tel est l'éperon poilu des pattes intermédiaires des notonectes destiné au nettoyage des pièces bucales. Telles sont les pattes ravisseuses comparables à celles de certains schipozodes, de cer-

lains orthoptères (mantes), qui présentent une coaptation de fermeture rappelant ce qui existe dans un couteau pliant. Chez les hémiptères terrestres, les attitudes que prend l'insecte ne justifient pas l'existence d'une organisation aussi développée. Les triatomes en particulier, qu'ils soient au repos ou la tête en bas sur un support, ou en train de piquer, ne font pour ainsi dire jamais venir en contact les éléments de leurs pattes antérieures. Ils présentent cependant, au niveau de la face interne des fémurs, deux tubérosités, parfois quatre chez certaines espèces, limitant une sorte de gouttière où le tibia pourrait venir s'enclaver.

Coaptations alaires chez les hémiptères

En ce qui concerne les hémiptères, Ashton, L. Moleyre (1882), R. Poisson (1922), L. Cuénot et R. Poisson (1922), G. Teodoro (1922) ont précisé les rapports contractés par les ailes pendant le vol. « Chez la plupart des insectes de l'ordre des hémiptères, dit Moleyre, le rôle des ailes antérieures ou hémélytres et celui des ailes postérieures ont, pendant le vol, une valeur presque égale. Chacune des paires d'ailes ayant une structure et, par suite, une aptitude distincte, il est indispensable que ces deux paires se complètent l'une par l'autre et qu'il règne entre elles, dans leurs divers mouvements, une grande solidarité. L'appareil qui sert à rattacher les ailes aux hémélytres chez les hémiptères, acquiert, par conséquent, au point de vue physiologique, une importance exceptionnelle. »

Chez les cicadidés, l'appareil se présente sous sa forme la plus simple, le bord postérieur de l'hémélytre est replié en-dessous, d'où formation d'un sillon profond dans lequel s'engage le pli correspondant de l'aile. Puis la partie repliée de l'aile se différencie et on arrive au *Centrotus cornutus* (Ashton). Chez les membracidés, cercopidés et lassidés, le repli est réduit à une sorte de lamelle inclinée en arrière sur le plan de l'aile et pourvue, à l'extrémité, de fines dentelures (*onglet* de Moleyre). Dans certains groupes (cercopidés, tettigones, *Ledra*), son insertion détermine un épaississement, une sorte de nervure dirigée vers le milieu de l'aile. Enfin, chez un puceon, l'onglet a la forme d'un crochet. Chez les hétéroptères, c'est le repli des hémélytres et non plus des ailes qui se différencie. Chez un pentatome, par exemple, il forme une lamelle analogue à l'onglet des homoptères et, en face, on voit une élévation garnie de poils raides et présentant l'aspect d'une brosse : c'est entre ces deux saillies que le bord de l'aile vient s'engager au moment du vol. Ashton, Moleyre considèrent la situation de la partie essentielle de l'appareil

reil de rattachement sur les hémélytres comme le meilleur caractère que l'on puisse donner pour distinguer les hétéroptères des homoptères. « La fixité de ce caractère, comparée à l'insuffisance de ceux qu'on a cherchés successivement dans la nature des ailes, dans le mode d'insertion du rostre et enfin dans la forme de la tête,

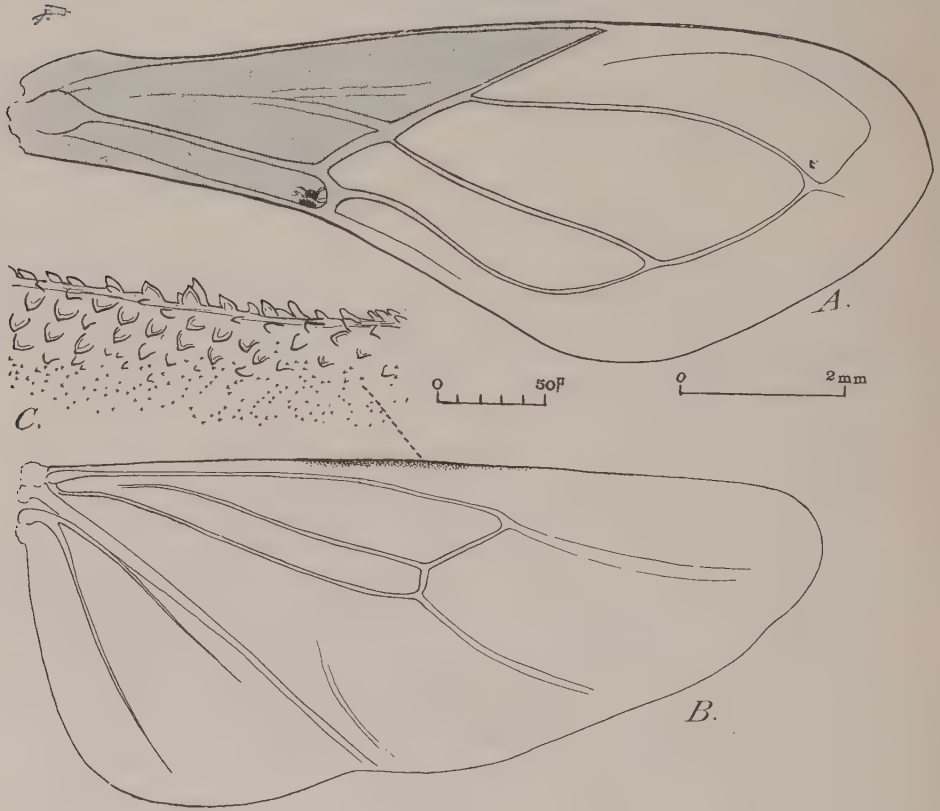


FIG. 47. — *Triatoma protracta*. A, hémélytre, montrant l'emplacement de l'onglet et de la brosse sur le bord inférieur ; B, aile ; C, détail de la partie moyenne épineuse de la nervure costale de l'aile.

montre l'importance de l'appareil. » (Moleyre).

R. Poisson réparti chez les hémiptères aquatiques les coaptations alaires en trois types :

- a) appareils d'accrochage des hémélytres avec le corps ;
- b) appareils d'accrochage des hémélytres entre eux ;
- c) appareils d'accrochage des ailes et des hémélytres.

Chez les hémiptères hétéroptères, à l'état de repos, les hémélytres sont maintenus en place grâce à deux dispositifs. L'un, constitué par un repli basilaire, interne, hémélytral, vient s'engager à frottement dur dans une rainure située de chaque côté du scutellum. Dans certains cas (*Gerris*, *Velia*), les replis sont peu accusés et la base humérale est simplement retenue aux angles du mésothorax par une bordure de poils en crochets. De plus, un deuxième repli, à la base de l'hémélytre, enclave le bord du mésothorax. Cuénot et Poisson ont montré que, dans certains genres (*Nepa*, *Ranatra*, *Notonecta*, *Belostoma*, *Naucoris*), ce dernier dispositif atteignait à une rare perfection mécanique : l'épimérite mésothoracique porte un bouton proéminent qui, à l'état de coaptation, vient se loger dans une cavité située à la base de l'hémélytre, réalisant ainsi le mécanisme du bouton-pression. Ceci est le résultat de l'adaptation à la vie aquatique.

Parfois, le dispositif est moins compliqué (*Gerris*), l'épimérite mésothoracique présentant une apophyse recourbée s'accrochant avec une seconde apophyse correspondante à la base de l'hémélytre. Chez les hémiptères aquatiques existe aussi l'appareil d'accrochage alaire constitué par le repli basilaire différencié en onglet et par l'élévation chitineuse garnie de poils raides formant une brosse.

Coaptations entre les ailes et le thorax chez les triatomes

Hémélytres. — De la base de l'hémélytre partent deux fortes nervures qui divergent pour rejoindre respectivement sur le bord antérieur et sur le bord postérieur (1), le point où la corie devient membrane. Près de la base, la région avoisinant le bord antérieur se replie fortement, formant un angle de 90° avec le plan général. C'est cette partie qui, à l'état de repos, s'applique contre les bords du thorax, maintenant solidement l'hémélytre en place. Sur le bord et à la face interne de ce pli il existe même un tubercule très bien marqué chez les espèces du genre *Triatoma*, beaucoup moins bien développé chez *Rhodnius*. Il complète la fixation de l'aile en s'insérant exactement dans une fente triangulaire laissée entre le méso et le métathorax et qui se prolonge en arrière vers le point où commence le connexivum en une sorte de gouttière limitée par un bourrelet épais (fig. 48, A).

(1) Pour la commodité de la description, nous considérons l'animal reposant sur un plan horizontal et l'aile déployée perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur du corps. La costa constitue donc le bord antérieur.

L'hémélytre est également maintenue contre le thorax au moyen de son bord postérieur qui, à sa base, est fortement chitinisé et forme un lobe ou *clavus*. Au lieu d'être replié vers la face ventrale, ce *clavus* est au contraire retourné vers la face dorsale. Dans la position du repos, ce repli vient s'engager sous le bord postérieur, près de l'angle postéro-externe, du pronotum et s'accroche au bourrelet interne qui le borde (fig. 49).

Le scutellum a une surface tourmentée, formée de replis plus ou moins sinueux et paraissant irréguliers. Cependant, le bord postérieur de la corie s'adapte parfaitement, jusqu'à l'union de son tiers moyen et de son tiers externe, contre un de ces replis.

Comment se fait la coaptation ? Ici, il n'y a pas de dispositif perfectionné tel que celui du bouton-pression décrit par Cuénot et Poisson chez certains hémiptères aquatiques. Cependant, si on examine la face supérieure de l'aile à un fort grossissement, on constate que, à sa partie apicale, le *clavus* est recouvert d'écailles jusqu'à la première nervure. Ces écailles sont petites et dispersées au centre du lobe, mais elles deviennent volumineuses et serrées à la périphérie et sur les bords. C'est cette partie, en effet, qui vient buter contre le bord du pronotum (fig. 49).

Si l'on examine aussi la face interne du bord antérieur de l'hémélytre qui, rabattue, va s'adapter contre les bords du mésothorax, on trouve également, recouvrant le tubercule dont nous avons parlé plus haut et la zone avoisinante, une plage bien délimitée de grosses écailles, presque des épines, débordant légèrement sur la face externe du repli.

La zone épineuse est nettement délimitée et arrondie chez *Rhodnius*. Elle s'étend au contraire assez loin du côté de la base de l'aile chez les différentes espèces de triatomes (fig. 48, A, B, C).

Enfin à l'apex de l'hémélytre tous les épaississements destinés à jouer un rôle dans l'articulation ont leur surface dorsale recouverte d'écailles semblables, plus ou moins volumineuses et plus ou moins serrées, même lorsqu'elles n'entrent nullement ou à peine en contact avec le bord inférieur du pronotum (fig. 49).

Il existe également des soies en crochets qui sont réparties à la face supérieure de l'hémélytre et sur toute la corie et font complètement défaut sur la membrane. Elles sont plus importantes sur le bord antérieur de l'aile et d'autant plus que l'on va de la base vers la limite de la corie. Elles sont épaisses et recourbées. Chez *T. protracta*, elles sont encore plus volumineuses, trapues, à extrémité arrondie. Chez *Eratyrus cuspidatus*, elles sont plus allongées, plus pointues et surtout plus nombreuses.

Ces soies en crochets ne doivent pas jouer un rôle bien impor-

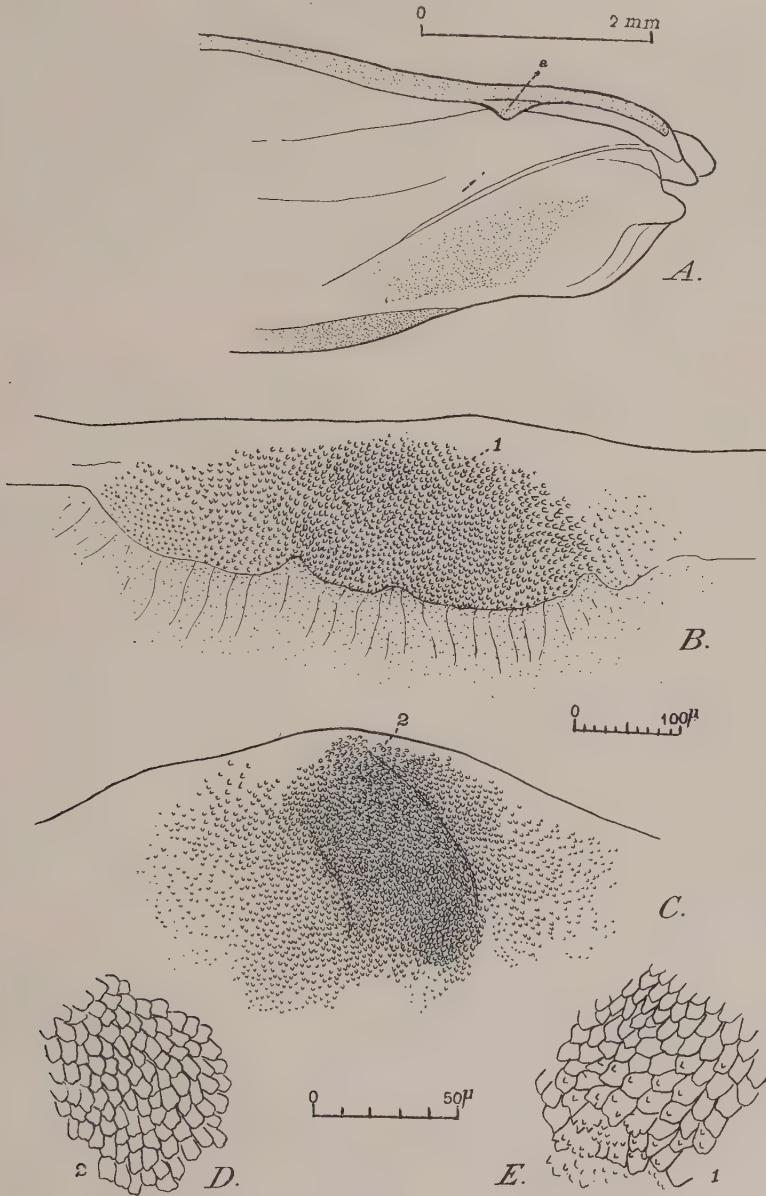


FIG. 48. — A, base de l'aile droite de *T. protracta*, face ventrale ; — a, éperon épineux ; — B, le même grossi ; C, tubérosité épineuse de *R. prolixus* ; D, E, détail des épines.

tant chez les triatomes, car ils existent sur des points de l'aile qui ne peuvent entrer en contact avec aucune autre surface.

Pour les ailes, les dispositifs de coaptation sont naturellement beaucoup moins marqués que pour les hémélytres. Le bord de l'aile en avant de la dernière nervure est bien replié vers la face ventrale pour s'adapter contre les faces latérales du mésothorax ; on trouve également quelques plages d'écailles à la partie tout à fait interne des nervures, mais qui ne semblent destinées à fixer l'aile ni contre une surface quelconque, du métathorax, ni à la face inférieure de l'élytre.

Coaptation des ailes entre elles

L'appareil de deuxième type (R. Poisson) n'est pas représenté chez les Hémiptères. Chez les Coléoptères, une élytre peut offrir, le long de son bord interne, une gouttière dans laquelle s'engage une saillie de l'autre élytre. Le dispositif peut être droit ou gauche, mais pendant toute sa vie l'insecte est droit ou gauche. R. Poisson a constaté que chez des Hémiptères aquatiques les ailes pouvaient se croiser à droite et à gauche. Cependant, chez des espèces ne volant pas, il y a souvent une grande majorité de formes droites. Parfois, dans certains genres, il y a asymétrie des hémélytres qui présentent des clavus ayant un bord en forme de lame échancrée à la base. C'est le plus long clavus qui s'engrène dans l'échancrure la plus courte et il y a ainsi des formes définitivement droites ou gauches.

Chez les Triatomes aussi, les ailes se croisent à droite et à gauche. Nous n'avons pas fait de statistiques importantes pour savoir quelle position l'emportait sur l'autre, mais il semble bien que le croisement soit absolument indifférent.

Nous avons pensé que les soies en crochets de la face supérieure de la corie des hémélytres pouvaient jouer un rôle dans la coaptation, mais elles ne correspondent à aucune formation de l'aile opposée, la face inférieure ne présente que de rares soies grêles et disséminées. Seules les soies qui se trouvent sur le bord postérieur de l'aile pourraient, dans une faible mesure, assurer la fixité.

Coaptation entre les hémélytres et les ailes

Chez les triatomes, on trouve aussi un appareil du troisième type fort bien développé. Au niveau de son bord postérieur, au point d'union de ce bord avec une ligne séparant la corie de la mem-

brane, l'hémélytre présente, sur sa face inférieure, un repli de l'aile, qui s'épaissit et se transforme en *onglet*. Cet ongle est une tubérosité plus ou moins saillante suivant les espèces ; il est recouvert en outre, sur son versant antérieur, par un pavage d'écailles plates, à bord arrondi (fig. 50).

Au-dessus et en avant, à 50 μ environ de distance, se voit une élévation chitineuse garnie de poils épais et raides fortement chi-



FIG. 49. — Base de l'hémélytre et clavus de *R. prolixus* (face dorsale).

tinisés eux aussi et ayant l'aspect d'une brosse. Ces deux appendices déterminent donc une sorte de gouttière dans laquelle doit glisser le bord antérieur de l'aile.

La tubérosité écailleuse est à peu près la même chez toutes les espèces examinées. Cependant, chez *T. protracta*, ce ne sont plus des écailles, mais plutôt de petites masses cylindriques qui hérissent sa surface.

Par contre, la morphologie de la brosse est différente. Ainsi, chez *Rhodnius prolixus*, les poils sont peu nombreux et grêles. On en compte dix-huit environ. Chez *Triatoma vitticeps*, ces soies sont naturellement plus développées et plus longues : on en compte à

peu près quarante. *Triatoma protracta* se singularise presque tous les jours, et ici comme ailleurs. La brosse est composée de cinq soies seulement ou plutôt de cinq fortes dents triangulaires. *T. chagasi* est identique à *T. vitticeps*.

T. dimidiata présente des dents plus fortes, plus larges et plus courtes que celles de *Rhodnius* et *T. vitticeps*. Elles sont au nombre de vingt-six sur deux rangées.

Chez *T. rubrovaria*, le système est encore plus réduit. L'onglet est plus développé et recouvert de petites écailles. Les dents de la brosse sont encore plus courtes que celles de *T. dimidiata*. Elles sont au nombre de seize environ, également larges et trapues et terminées en pointe mousse.

Par comparaison, nous avons examiné le système de coaptation alaire d'une réduite d'un genre différent, *Eratyrus cuspidatus*. L'ensemble est identique ; mais les dents de la brosse, courtes et larges, à pointe mousse, sont fortement incurvées en dehors à leur extrémité. L'aspect est caractéristique. De plus, caractère qu'on ne retrouve pas chez les triatomes, la surface de l'aile entourant l'onglet est recouverte d'un pavage de toutes petites dents.

Le bord antérieur de l'aile des triatomes présente également une différenciation, mais elle est beaucoup moins marquée que pour l'hémélytre. Quand on examine à un faible grossissement, on constate que la costa et son voisinage immédiat montrent de petites dents qui occupent tout son tiers moyen. En examinant de plus près, on voit que c'est dans la portion centrale de cette zone que l'on trouve les dents les plus fortes ; elles vont en s'atténuant à mesure que l'on s'éloigne vers la base ou vers l'apex. Ces dents sont situées sur la face supérieure sur trois rangées. La quatrième rangée est directement implantée sur la costa. C'est cette sorte de frange dentée de l'aile qui vient s'insérer entre l'onglet et la brosse de l'hémélytre pour compléter le dispositif de coaptation (fig. 47, C).

Développement des coaptations. — Ce qu'il y a de plus remarquable dans les coaptations, c'est le fait sur lequel Cuénot et Poisson ont attiré l'attention, que le développement des diverses parties coaptantes s'accomplit absolument séparément. Les coaptations sont propres à l'imaginaire mais elles sont préparées, dans toute leur perfection, chez l'embryon et la larve sans aucune réaction mécanique, sans aucun moulage réciproque des régions qui seront plus tard en rapport. Les divers dispositifs se transmettent donc héréditairement et sont prêts à jouer leur rôle dès la naissance.

Chez les triatomes également, les ébauches alaires deviennent nettement visibles dès le cinquième stade. Les hémélytres et les ailes sont contenues dans des *fourreaux alaires* qui sont des évagi-

nations du tégument externe, « où ils se trouvent plissés comme du papier de soie très froissé » (Poisson). Au cours de la transformation de la nymphe en adulte, les ailes se déplissent et les appareils de coaptation peuvent venir en contact immédiatement si c'est nécessaire.

Importance et rôle des coaptations alaires

Quelle est, chez les triatomes, l'importance de ces coaptations ? Comme beaucoup d'hémiptères, les Réduves volent assez rarement. Cependant les *Rhodnius*, s'ils se déplacent lentement, peuvent voler assez loin. « Quand une maison est désertée, dit Uribe (1926), les insectes émigrent dans une autre localité, étant capables de voler à une distance considérable. »

Les triatomes se déplacent beaucoup plus difficilement. En élevage au laboratoire, il nous semble que *Rhodnius* et triatomes perdent complètement cette faculté.

Il ne faut pas conclure, comme certains, que les organes du vol atteignent chez les insectes au vol puissant et mieux soutenu, comme les hyménoptères, un plus haut degré de perfectionnement. « Au contraire, dit Moleyre, la double fonction des hémélytres servant à la fois comme ailes et comme étuis, doit entraîner des complications particulières dans la conformation des organes du vol. Un exemple nous est offert par la mobilité de l'endocorie autour d'une sorte de charnière. J'en vois une autre dans le dispositif qui sert à maintenir les hémélytres solidement fixés pendant le repos. Enfin, chez les Hétéroptères, dont les hémélytres remplissent le mieux leur fonction d'étui protecteur, l'appareil de rattachement se présente avec une remarquable fixité sous sa forme la plus parfaite. »

Pour Cuénot et Poisson, les coaptations alaires présentent en effet chez les hémiptères une grande perfection mécanique et un luxe de détails structuraux, mais qui ne semblent pas proportionnés à leur utilité, ni rendre grand service à l'animal. Poisson a montré que chez certaines espèces où les hémélytres ne paraissent plus être que des organes protecteurs de l'abdomen et où les ailes sont atrophiées, l'appareil d'accrochage subsiste intégralement, dans ses moindres détails.

« L'action du non-usage ne se révèle donc pas. Les appareils d'accrochage alaire persistent bien qu'ils ne paraissent plus être d'aucune utilité. » (Poisson).

Pour Rabaud (1933), « en raison du synchronisme des ailes, l'accrochage n'ajoute rien. Si le fait d'avoir quatre ailes nécessi-

tait un système de fixation des ailes deux à deux, il faudrait admettre que ce nombre constitue un luxe inutile. L'expérience ne montre-t-elle pas que la suppression totale des ailes postérieures ne

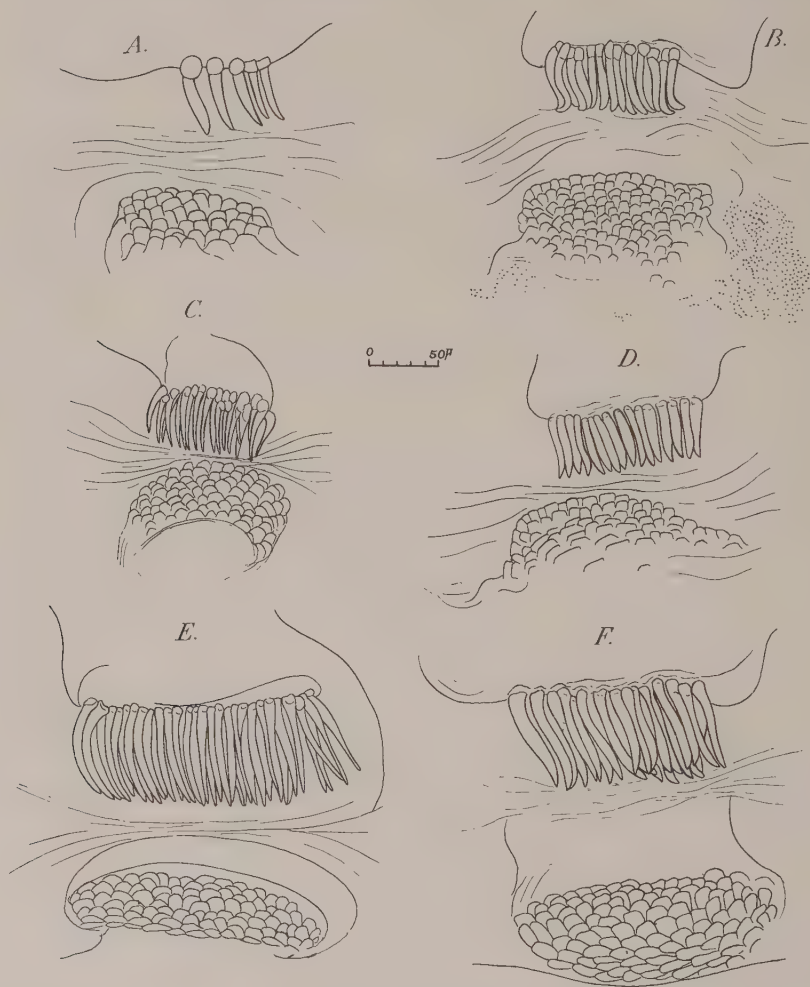


FIG. 50. — Onglet et brosse du bord inférieur de l'hémélytre. A, *T. protracta* ; B, *Eratyrus cuspidatus* ; C, *Rhodnius prolixus* ; D, *T. rubrovaria* ; E, *T. vitticeps* ; F, *T. dimidiata*.

modifie pas sensiblement la capacité de vol ? Freins et hamules appartiennent à la longue série des complications inutiles. »

Comme le font remarquer Poisson et Cuénot, Corset (1931), l'origine des coaptations est donc un phénomène qui est loin d'être résolu.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1° Les espèces qui font l'objet de cette étude sont au nombre de cinq : *Rhodnius prolixus*, *Triatoma vitticeps*, *T. protracta*, *T. dimidiata*, *T. rubrovaria*, qui, toutes, sont élevées au laboratoire depuis plusieurs années (*R. prolixus*, 22 ans, 43 générations).

2° Dans une première partie nous étudions certains points de morphologie externe et interne, concernant les organes génitaux et les œufs.

L'abdomen des réduvidés du genre *Triatoma* et *Rhodnius* comprend dix segments. Chez les larves au 5^e stade (nymphe), l'armature génitale est déjà à l'état d'ébauches visibles sur les 8^e et 9^e sternites qui, de même que le 7^e, sont très caractéristiques chez les femelles. Par contre, le segment du mâle ne présente pas d'ébauches et les caractères des plaques des 7^e, 8^e et 9^e sternites ne permettent pas de distinguer les espèces entre elles. Chez les femelles adultes, le 8^e sternite est divisé en deux plaques. Chaque plaque présente dans sa partie interne un appendice qui forme la gonapophyse du 8^e sternite. En arrière, on trouve de chaque côté le 9^e sternite et une pièce qui peut être considérée comme sa gonapophyse. La forme de ces différentes pièces ne varie guère que dans le genre *Rhodnius*. Par contre, le 9^e tergite et le 10^e, qui sont soudés à leur extrémité, ont une forme très variable et très caractéristique pour chaque espèce.

3° Chez le mâle, le segment génital est le 9^e comme chez la plupart des hémiptères. Nous étudions surtout la constitution de la chambre génitale et de ses feuillets. L'armature chitineuse de soutien du pénis et la structure de l'*aedoeagus* sont non seulement différents chez *Rhodnius* et *Triatoma*, mais chez les différentes espèces de triatomes. Nous étudions aussi l'organe asymétrique et très caractéristique d'une réduve d'un genre voisin, *Platymerus biguttatus*.

4° Au point de vue des organes internes, nous étudions la morphologie et la structure des organes génitaux femelles, ovaires, uté-

rus, spermathèques, chez des triatomes aux divers stades de leur existence (à jeûn aussitôt après la naissance, au début et à la fin de la période d'activité génitale, chez des femelles à jeûn depuis plusieurs semaines). Nous constatons, en outre, que la fécondation peut avoir lieu sans que ni le mâle ni la femelle aient été nourris. De plus, il existe chez *Rhodnius* une glande accessoire (glande sébifique), pluricellulaire, composée, impaire, dorsale, d'une structure très particulière. Elle est volumineuse et son rôle est d'humecter les œufs et de leur permettre d'adhérer toujours à un support. Cette glande existe aussi chez *Triatoma*, mais elle est très peu développée (les œufs sont toujours libres).

5° Les glandes accessoires des organes génitaux mâles sont au nombre de quatre de chaque côté et varient aussi considérablement suivant la période d'activité génitale. L'une présente des caractères différents de ceux des autres au point de vue de sa structure et de sa sécrétion. Les dimensions du réceptacle séminal, situé sur le trajet du canal déférent, sont également très variables. Il peut acquérir un développement presque normal chez les mâles n'ayant jamais été nourris.

Les glandes accessoires se réunissent toutes en un point commun et leur canal excréteur pénètre avec le canal déférent dans le segment génital. Ces canaux se terminent dans un organe cylindrique à l'intérieur duquel ils se fusionnent, d'abord entre eux au milieu d'un organe glandulaire, puis avec ceux du côté opposé pour déboucher dans une chambre éjaculatrice. Cette chambre provient de la réunion des deux organes cylindriques et passe à travers le foramen ménagé dans l'armature chitineuse de l'aedoeagus.

6° Les œufs des triatomes présentent une morphologie, des dimensions, bien caractéristique pour chaque espèce. De plus, le chorion de l'œuf montre des surfaces polygonales qui varient également, parfois ornementées, parfois creusées de cavités, parfois parcourues de canalicules aérifères. Nous signalons aussi que le chorion de l'œuf des triatomes est épais alors que celui de *Rhodnius* est extrêmement mince et que la rigidité de sa paroi est assurée par une membrane interne épaisse. *T. protracta* présente une autre particularité tout à fait curieuse. Une femelle peut pondre tantôt des œufs grands, mats, à chorion recouvert d'épines, à clapot bizarrement ornementé ; tantôt des œufs petits, brillants, ressemblant à ceux des autres espèces et les larves, issues de ces œufs, sont également d'une taille nettement inférieure.

7° Dans la seconde partie expérimentale de ce travail, nous étudions les conditions qui favorisent la reproduction. Nous établis-

sons l'influence de la température sur la fécondation et la durée de la période reproductrice. Malgré l'opinion généralement admise, la copulation et la ponte peuvent avoir lieu sans qu'il y ait eu repas de sang, à condition que l'intervalle entre le dernier repas de la nymphe et l'éclosion de l'adulte ne dépasse pas une limite que nous avons pu établir pour *R. prolixus*, *T. dimidiata* et *T. protracta*. Une seule copulation est le plus souvent nécessaire pour assurer une ponte fertile pendant toute l'existence d'une femelle, mais dans de nombreux cas elle est insuffisante et, au bout d'un certain temps, les œufs sont stériles.

8° En ce qui concerne la date de la première ponte, elle est non seulement variable suivant le genre (précoce chez *Rhodnius*, tardive chez *Triatoma*), suivant la température (expériences à 20 et à 30°), mais elle dépend aussi du nombre des repas. Chez les triatomes, une nutrition insuffisante avant la première ponte a une influence défavorable pendant toute la durée de l'activité génitale de l'insecte. Dans certains cas (*T. protracta*), la ponte peut être retardée de plusieurs mois, quel que soit le degré de température.

9° Le nombre total d'œufs pondus par une femelle est variable suivant la température et le nombre des repas. Les maximum trouvés ont été pour *Rhodnius prolixus* à 30° de 360 œufs en 180 jours (repas tous les huit jours), à 22° de 111 œufs en 64 jours. Pour les triatomes, le maximum a été de 466 œufs en 270 jours, à 30°.

10° Le rythme de ponte des triatomes et des *Rhodnius* est également variable suivant les conditions de température et de nutrition et surtout suivant le nombre de repas ayant précédé la première ponte. Lorsque les repas sont espacés, la ponte qui les suit est de plus en plus tardive. Quand la femelle est nourrie rarement, il arrive qu'on ne puisse pas accélérer le rythme de ponte en augmentant le nombre des repas.

La longévité des triatomes, de même que la période d'activité génitale de la femelle, est également conditionnée par la température et l'alimentation. Certaines femelles de *T. protracta* peuvent pondre avec un retard de 6 mois. Il peut se produire aussi un arrêt temporaire de la ponte (4 mois pour *T. dimidiata*). La ponte se poursuit souvent jusqu'au moment de la mort.

11° L'évolution de l'œuf à température constante est étudiée et la constante thermique calculée ainsi que les seuils de développement de *R. prolixus*, *T. dimidiata* et *T. vitticeps*. La loi de la constance thermique se vérifie entre 20 et 33° pour les triatomes, entre 20 et 34° pour *Rhodnius*. L'optimum thermique, c'est-à-dire la température à laquelle se produit le maximum d'éclosions, est compris

entre 25 et 30° pour les diverses espèces. Il s'écoule toujours un certain temps entre la première et la dernière éclosion dans un même lot d'œufs ; ce temps est à peu près constant quels que soient le nombre d'œufs et le degré de température (entre les limites où se vérifie la loi de la constante thermique).

12° L'éclosion est enfin étudiée et la mue embryonnaire décrite ; c'est une sécrétion ectodermique de l'embryon produite au cours du développement. La membrane générale qui double le chorion et entoure l'embryon n'est pas, comme certains l'admettent, la membrane vitelline, ni une sécrétion cuticulaire de la séreuse. C'est la membrane interne décrite à propos de la morphologie des œufs et qui, mince chez les triatomes, constitue chez *Rhodnius* la partie principale et résistante de la paroi de l'œuf. Ce n'est pas une formation secondaire, car elle existe dans les œufs stériles et fertiles avant le début du développement.

Appendice

Les dispositifs de coaptations alaires existent chez les triatomes comme chez tous les hétéroptères. La coaptation entre les hémélytres et le thorax est assurée d'une part grâce au repli à angle droit vers la face ventrale, du bord supérieur de la corie qui présente un éperon bien marqué chez les triatomes, une tubérosité à peine perceptible chez *Rhodnius*, recouverte d'écailles pointues. Cet éperon immobilise l'aile en s'insérant dans un des nombreux replis que présente la face latérale du thorax. D'autre part, la surface dorsale de la base de l'aile, qui est également recouverte d'écailles, est recourbée vers la face dorsale (clavus) et vient s'introduire sous l'angle postéro-externe du pronotum. La coaptation entre les hémélytres et les ailes est obtenue d'une part, sur l'hémélytre, par l'onglet et le dispositif en brosse classiques, mais assez variables suivant les espèces étudiées et d'autre part grâce à de fortes épines occupant le bord antérieur de l'aile.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAM (R.). — Das verhalten der spermien in der Weiblichen Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) und der verbleid der überschüssigen spermasse. *Zeitschr. f. parasit.*, VI, 1933-1934, p. 560.
- ALESSANDRINI (G.). — I pidocchi nella profilassi del tifo esantematico. *Annali d'Igiene*, XXIX, 1919, p. 53.
- AUTUORI (M.). — Contribuição para o estudio biologico de *Eutriatoma flavida* (Neiva). *Rev. entom. São Paulo*, II, 1932, p. 269.
- BERLESE (A.). Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. *Rivist. di pat. vegetale*, VI, 1898, p. 553, et VII, 1898, p. 1.
- BERLESE (A.). — *Gli insetti*. Roma, 1911.
- BLATTER. — Etude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil mâle de l'hydrophile. *Arch. Anat. micros.*, I, 1897, p. 384.
- BLUNCK (H.). — Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur imago. *Z. Wiss. Zool.*, CXII, 1914, p. 76.
- BRANDT. — Beiträge zur entwicklungsgeschichte des Libelluliden und Hemipteren. *Mem. Acad. St-Petersb.*, VII, 1869, p. 7.
- BRESLAU (E.). — Eier und Eizahn des einheimischer Stechmücken. *Biol. Centralbl.*, XL, 1920, p. 336.
- BRUMPT (E.). — Reduvides de l'Amérique du Nord capables de transmettre le *Tryp. Cruzi.*, *Bull. Soc. path. exot.*, VII, 2, 1914, p. 132.
- BRUMPT (E.). — Importance du cannibalisme et de la coprophagie chez les Réduvidés hématophages (*Rhodnius*, *Triatoma*) pour la conservation des trypanosomes pathogènes en dehors de l'hôte vertébré. *Bull. Soc. path. exot.*, VII, 1914, p. 702.
- BRUMPT (E.). — *Précis de parasitologie*, IV^e édition, Masson et Cie, 1927, p. 943.
- BRUMPT (E.). — Eclectisme alimentaire des réduvidés vecteurs du *Trypanosoma cruzi*. *Presse médicale*, LXXVII, 1927, p. 1161.
- BRUMPT (E.). et GOMES (J.-F.). — Descrição de uma nova especie de *Triatoma* (*T. chagasi*) hospedeiro primitivo do *Trypanosoma cruzi* Chagas. *Ann. Paul. Med. e Cirur.*, III, 1914, p. 73.
- BUCKTON (C. B.). Monograph of the British *Cicadæ* or *Tettigidæ*. I et II, London, 1890-1891.
- BUTLER (E. A.). — A biology of British Hemiptera heteroptera. London, 1923.
- BUXTON (P. A.). — The Biology of the blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus*. *Tr. Entom. Soc. London*, LXXVIII, 1930, p. 227.
- BUXTON (P. A.). — The relation of adult *Rhodnius prolixus* (Reduviidæ, Rhyncota) to atmospheric humidity. *Parasitology*, XXIV, 1932, p. 419.

- BUXTON (P. A.). — The thermal death-point of *Rhodnius* (Rhyncota, Heteroptera) under controlled conditions of humidity. *Jnl. of Exper. Biol.*, VIII, 1931, p. 275.
- CADET (L.). — L'éclosion de *Curtilla gryllotalpa* L. (Orth. Gryllidae). *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LVI, 1922, p. 131.
- CAMPOS (F.). — Notas biológicas sobre el *Triatoma dimidiata* Latr. *Rev. del Col. Nac. Vic. Rocafuerte*, V, 1923.
- CAPE DE BAILLON (P.). — Sur l'existence chez les locustiens et les grilloniens d'un organe servant à la rupture du chorion au moment de l'éclosion. *C. R. Acad. Sc.*, CLXVIII, 1919.
- CAPE DE BAILLON (P.). — Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les locustiens et grilloniens. I. La ponte et l'éclosion chez les locustiens. *La Cellule*, XXXI, 1920.
- CHRISTOPHERS (S. R.) et CRAGG (F. W.). — The so-called penis of the bed bug *Cimex lectularius* L. and on the homologues generally of the male and female genitalia of this insect. *Ind. Jour. of Med. Res.*, IX, 1922, p. 445.
- CORSET (J.). — Les coaptations chez les insectes. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, Suppl. XIII, 1931.
- COUSIN (G.). — Etude expérimentale de la diapause des insectes. *Supplément XV au Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 1932.
- CRAGG (F. W.). — Further observations on the reproductive system of *Cimex* with special reference to the behaviour of the spermatozoa. *Ind Jour. of Med. Res.*, VIII, 1920, p. 32.
- CRAMPTON (G. C.). — A comparison of the genitalia of male Hymenoptera, Neuroptera, Neuroptera, Diptera, Trichoptera, Lepidoptera, Homoptera. *Psyche*, XXVII, 1920, p. 34.
- CRAMPTON (G. C.). — The genitalia of the males of certain hemiptera (Heteroptera and Homoptera). *Bull. Brookl. entom. Soc.*, 1922.
- CUÉNOT (L.). — Coléoptères droits et gauches. *Congrès Ass. fr. Av. Sc.*, Rouen, 45^e sess., 1921, p. 682.
- CUÉNOT (L.) et POISSON (R.). — Sur le développement de quelques coaptations des insectes. *C. R. Acad. Sc.*, 1922, p. 463.
- DEL PONTE (E.). — Nota adicional sobre el genero *Triatoma* Laporte, la descripción de 3 especies nuevas. *Rev. del Inst. Bact. del Dep. Nac. de Hig.*, IV, 1925, p. 23.
- DERVILLE. — Sur l'éclosion des tétricinaes. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, LVI, 1922, p. 135.
- DESPAX (R.). — *Notonecta maculata* et *N. glauca*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, L., 1922.
- DOYÈRE (L.). — Observations anatomiques sur les organes de la génération chez la cigale femelle. *Ann. Sc. nat.*, VII, 1837, p. 200.
- DUFOUR. — Recherches anatomiques sur *Ranatra linearis* et *Nepa cinerea*. *Ann. génér. sc. phys. Brux.*, 7, 1821.
- DUFOUR. — Recherches anatomiques et physiques sur les hémiptères. — *Mem. Sav. étrang. Acad. Sc. Paris*, 4, 1833.
- DUFOUR. — Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur les hémiptères du genre *Leptopus*. Appar. génital. *Ann. Sc. nat.*, série 10, 1858, p. 356.
- GALLIARD (H.). — La mue embryonnaire des réduvidés hématophages. *C. R. Soc. Biol.*, CXV, 1934, p. 823.

- GALLIARD (H.). — Rôle de la mue embryonnaire des réduvidés hématophages dans le processus d'éclosion. *Ann. parasit.*, XII, 1934, p. 345.
- GEORGE (C. J.). — The morphology and development of the genitalia and genital ducts of homoptera and zygotera as shown in the life histories of *Philaemus* and *Agrion*. *Quart. Jl. micr. Sc.*, LXXII, 1929, p. 447.
- GLENN (F. W.). Relation of temperature to development of the codling moth. *J. Econ. Entom.*, XV, 1922, p. 193.
- GROBER. — Vergleichende studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. *Densk. Acad. Wiss. Wien*, 1888, p. 55.
- HASE (A.). — Die Bettwanze (*Cimex lectularius* L.), ihr leben und ihre kekämpfung. Berlin, 1917.
- HASE (A.). — Die Bettwanze (*Cimex*), ihr leben und ihre kekämpfung. *Zeit. f. Angew. Entom.*, IV, 1917, p. 1.
- HASE (A.). — Weitere Versuche zur Kenntniss der Bettwanzen *Cimex lectularius* L. und *Cimex rotundatus*. *Sign. Z. Parasit.*, II, 1930, p. 468.
- HASE (A.). — Beobachtungen an venezolanischen *Triatoma*. Arten, sowie zur allgemeinen Kenntniss der Familie der *Triatomidae* (Hemipt. Heteropt.) Beiträge zur experimentellen Parasitologie (8). *Z. parasitenk.*, IV, 1932, p. 239.
- HASE (A.). — Zur Fortpflanzungsphysiologie der blutsaugenden Wanze *Rhodnius pictipes* (Hemipt. Heteropt.). Beiträge zur experimentellen parasitologie. *Z. parasitenk.*, VI, 1933, p. 129.
- HENKING (H.). — Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*. *Zeits. Wiss. Zool.*, XXIX, 1890, p. 503.
- HENNEGUY (L.-F.). *Les Insectes*. Paris, Masson et Cie, 1904.
- HEYDEMANN. — Some remarks on the eggs of North American species of Hemiptera heteroptera. *Proc. entom. Soc. Wash.*, 13, 1911.
- HEYMONS (R.). — Zur morphologie der Abdominal anhänge bei den Insekten. *Morphologisches Jahrbuch*, XXIV, 1896, p. 178.
- HEYMONS (R.). — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. *Nova Acta Acad. Leop. Carol.*, LXXIV, 1899, p. 349-356.
- HEYMONS (R.). — Ueber einen Apparat zum oeffnen der Eischalen bei den Pentatomiden. *Zeit. Wiss. Insektenbiol.*, II, 1906, p. 73.
- HOFFMANN (W. H.). — Demonstraciones sobre un insecto transmisor de enfermedades (*Rhodnius prolixus*, *Reduviidae*). *Memor. Soc. cubana. Hist. nat.*, VI, 1924, p. 121.
- HOFFMANN (W. H.). — Observaciones sobre el desarrollo de las Reduvidas. *Rev. chil. Hist. nat.*, XXIX, 1925, p. 185.
- HOFFMANN (W. H.). — Beobachtungen zur biologie von *Triatoma flavida*. *Arch. f. Schiffss. u. Trop. hyg.*, XXIX, 1925, p. 159.
- HUNGERFORD (H. B.). — The male genitalia as characters of specific value in certain Cryptocerata (Hemiptera-Heteroptera). *Kansas Univ. Sc. Bull.*, XI, 1919, p. 329.
- HUSSEY (R. F.). — A bibliographical notice on the Reduvid genus *Triatoma* (Hemipt.). *Psyche, Boston*, XXIX, 1922, p. 109.
- IMMS (A. D.). — A general textbook of entomology, London, 1924.
- KATAGAI (I.). — Experimental observations on the life history and blood sucking habits of *Rhodnius prolixus* from South America. *J. Med. Soc. Formosa*, n° 306, 1930.
- KERSHAW (J. C.). Anatomical notes on a membracid. *Ann. Soc. entom. Belg.*, VII, 1918, p. 191.

- KERSHAW (J. C.) and MUIR (F.). — The genitalia of the Anchenorhynchous homoptera. *Ann. entom. Sc. America*, XV, 1922, p. 201.
- KLEIN (H.-Z.). — Beiträge zur Kenntnis der Staubwanze (*Reduvius personatus*). *Ber. oberheiss. Ges. Natur., u. Heilk. Giessen*, XV, 1933, p. 103.
- LACAZE-DUTHIERS. — Recherches sur l'armature génitale femelle des insectes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, XII, XIV, XVII, XIX, 1849-1853.
- LANDOIS (L.). — Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius*) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechten. *Zeit. f. Wiss. Zoologie*, XVIII, XIX, 1868-1869.
- LARROUSSE (F.). — Etude biologique et systématique du genre *Rhodnius* Stahl (hémiptères, réduvidés). *Ann. de parasit.*, V, 1927, p. 63.
- LEHMANN. — Biologische Beobachtungen an *N. glauca* L. *Zool. Jahrb. Abth. f. Syst.*, n° 46, 1922, p. 121.
- MARK. — Beitr. Zur Anatomie und Histologie des Pflanzenlause. *Arch. Mikr. Anat.*, 13, 1877.
- MARTINI (E.). — Ueber Klima und Senchen (vom Standpunkte des Entomologen). *Anz. Schadlingsk.*, V, 1929, p. 45.
- MOLEYRE (L.). — Recherches sur les organes du vol chez les insectes de l'ordre des hémiptères. *C. R. Acad. Sc.*, XCV, 1882.
- MURRAY (C. Hay). — Notes on the anatomy of the bed bug (*Acanthia lectularia* L.). *Parasitology*, VII, 1914-1915, p. 278.
- NEIVA (A.). — Informaões sobre a biologia do *Conorhinus megistus* Burm. *Mem. I. O. Cruz*, II, 1910, p. 206.
- NEIVA (A.). — Notas de entomologia medica. Tres novas especies de reduvidas norte-americanas. *Brazil-Medico*, XLIV, 1911.
- NEIVA (A.). — Informaões sobre a biologia da Vinchuca, *Triatoma infestans* Klug. *Mem. I. O. Cruz*, V, 1913, p. 24.
- NEIVA (A.). — Contribuição para o estudo dos reduvidas hematofagos. *Mem. I. O. Cruz*, VI, 1914, p. 35.
- NEIVA (A.) et PINTO (C.). — Chave dos reduvideos hematophagos brasileiros ; habitos, synonymia e distribuição. *Brazil-Medico*, XXXVII, 1924, p. 5.
- NEL (R. I.). — Studies on the development of the genitalia and genital ducts in insects. I. Female of Orthoptera and Dermaptera. *Quart. Jl. of micr. Sc.*, LXXIII, 1929, p. 25.
- NEWELL (A. G.). — The comparative morphology of the genitalia of insects. *Ann. entom. Soc. America*, 1918.
- NINO. — Breves noticias sobre el *Triatoma infestans* en la Republica Argentina. *Rev. Soc. Entom. Argent.*, II, 1927, p. 55.
- OETTINGEN (A. J. von). — Phänologie der Dorpater Lignosen. *Arch. Naturk. Liv. Est. u. Kurlands*, VIII, 1879, p. 241.
- PACKARD (A. S.). — A textbook of entomology, London, 1898.
- PATTON (W. S.) et CRAGG (F. W.). — A textbook of medical entomology. *Chist. lif. er. soc. for India, London, Madras and Calcutta*, 1913, p. 478-526.
- PEAIRS (L. M.). — Some phases of the relation of temperature to the development of insects. *Bull. West. Virginia Univ. agric. Exptl. Sta.*, CCVIII, 1927.
- PERYASSÙ (A.). — Os Hemipteros hematophagos, nocivos ao homem, encontrados no Brazil ; sua biologia e seu papel como vectores de doenças. *Folha Medica, Rio de Janeiro*, 1921, p. 17.
- PEYERHIMOFF (P. de). — Le mécanisme de l'éclosion chez les Psoques. *Ann. Soc. entom. Fr.*, LXX, 1901.

- PEYTOUREAU (S.-A.). — Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des insectes. *Thèse de Paris, Bordeaux*, 1895.
- PEYTOUREAU (S.-A.). — Remarques sur l'organisation et l'anatomie comparée des derniers segments du corps des Lépidoptères, Coléoptères et Hémiptères. *Bull. Soc. Biol. Fr. et Belg.*, VII, 1895, p. 29.
- PINTO (C.). — Sobre un reduvideo transmissor do « *Trypanosoma cruzi* ». *Sciencia medica*, II, 1924, p. 426.
- PINTO (C.). — Biologia do *Triatoma brasiliensis* Neiva. *Sciencia medica*; II, 1924, p. 541.
- PINTO (C.). — Ensaio monographico dos reduvideos hematophagos o « barbeiros ». Rio de Janeiro, 1925.
- PINTO (C.). — Classificação dos Triatomídeos (hemipteros, heteropteros hematophagos). *Sciencia medica*, IV, 1926, p. 3.
- PINTO (C.). — Hypopygio dos Triatomídeos (Hemipteros-Heteropteros-Hematophagos) é do genero *Apiomerus*. *Boletim biol.*, fasc. 2, 1926, p. 27.
- PINTO (C.). — Classification de genres d'hémiptères de la famille *Triatomidæ* (*Reduvioidæ*). *Boletim biol.*, 1927, n° 8, p. 103.
- PINTO (C.). — Valor do rostro e antenas na caracterização dos generos de Triatomídeos (*Hemiptera*, *Reduvioidæ*). *Boletim biol.*, fasc. 19, 1931, p. 45.
- POISSON (R.). — Armature génitale et squelette chitineux de l'organe copulateur chez les Hémiptères aquatiques. *Bull. Soc. entom. Fr.*, 1922, p. 269.
- POISSON (R.). — Recherches sur le déterminisme de la perte de la faculté de vol chez les hémiptères aquatiques. *Bull. Soc. entom. Fr.*, 1922, p. 269.
- POISSON (R.). — Sur l'appareil d'accrochage des ailes chez les hémiptères aquatiques. *C. R. Soc. Biol.*, LXXXVI, 1922, p. 1061.
- POISSON (R.). — Accouplement, ponte et éclosion des hémiptères aquatiques. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, LVII, 1923, p. 89.
- POISSON (R.). — Contribution à l'étude des hémiptères aquatiques. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, LVIII, 1924, p. 49.
- PORTER (C.-E.). — Notas hemipterologicas. *An. de Zool. aplic.*, VII, 1920, p. 16.
- PROCHNOW (O.). — Die Temperaturkurve der Entwicklungs-geschwindigkeit für Pflanzen und Poikilotherm. *Tiere Ent. Z. Guben*, XX, 1907, p. 313.
- RABAUD (Et.). — L'interdépendance des ailes des insectes et la capacité de vol. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, LXVII, 1933, p. 34.
- READIO (P. A.). — Studies on the eggs of some *Reduviidæ*. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, XVI, 1926, p. 137.
- REICHENOW (E.). — Beiträge zur Kenntnis der Chagaskrankheit. *Arch. f. Sch. u. Trop. Hyg.*, XXXVIII, 1934, p. 459.
- ROTHSCHILD (N. C.). — Notes on the structure of the sexually modified segments of the *Cimicidæ* (*Clinocoridæ*) with special reference to *Clinocoris columbarius* (Jenyns). *Novitates Zoologiae*, XIX, 1912.
- SANDERSON (E. D.). — The relation of temperature to growth of insects. *J. Econ. Entom.*, III, 1910, p. 113.
- SANDERSON (E. D.) et PEAIRS (L.-M.). — The relation of temperature to insect life. *Technic. Bull. New Hamphs. Coll. Agric. Exper. Sta.*, VII, 1913.
- SCHUCKMANN (W. von). — Ueber die Einwirkung niederer temperaturen auf den Fortgang der inneren metamorphose bei der puppe von *Vanessa urticae*. *Arch. Entw. Mech. Org.*, XXVII, 1909, p. 513.

- SHARP. — On the structure of the terminal abdominal segment in some male Hemiptera. *Trans. Entom. Soc. London*, 1890.
- SHARP. — On some eggs of Hemiptera. *Trans. Entom. Soc.*, 1892.
- SHELFORD (V. E.). — The temperature velocity of development curve for the pupal stage of the codling moth in comparison with Q 10 and *Arrhenius* curve. *Anat. rec.*, XXXIV, 1926, p. 117.
- SHELFORD (V. E.). — An experimental investigation of the relation of the codling moth to weather and climate. *Bull. Hein. Nat. Hist. survey.*, XVI, 1927.
- SIKES (E. K.) et WIGGLESWORTH (V. B.). — The hatching of insects from the egg and the appearance of the air in the tracheal system. *Quart. Jl. micr. Sc.*, LXXIV, 1931, p. 165.
- SING Pruthi (Hem). — The morphology of male genitalia in *Rhynchota*. *Trans. entom. Soc. London*, 1925, p. 127.
- TEODORO (G.). — Sopra un particolare organo esistente nelle elitre degli eterotteri. *Redia*, XV, 1922.
- URIBE (C.). — On the Biology and Life History of *Rhodnius prolixus* Stahl. *Jnl. of Parasit.*, XIII, 1926, p. 129.
- UVAROV (B. P.). Insects and climate. *Trans. entom. Soc. London*, LXXIX, 1931, p. 1.
- VARDÉ (V.-P.). — Contribution à l'étude de l'ovogenèse des insectes : ovogenèse des coléoptères dytiscides. *Th. doc. Un. Cl.-Ferrand, mention Sc. et Arvernia biologica*, n° 3, 1930.
- VERHOEFF (C.). — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominal segmente der Weiblichen Hemiptera, Heteroptera und Homoptera. *Verhandl. des Naturhist. Vereins der prens. Rheinl., Westfalen und des Reg. Bez. Osnabrück, Jahrg.*, X, 1894.
- WHEELER (W. M.). — A contribution to Insect embryology. *Journ. of Morph.*, VIII, 1893.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	5
I. — Partie morphologique	
CHAPITRE I : Position systématique, Classification, Origine des espèces étudiées.....	8
CHAPITRE II : Armature génitale des Nymphes et des Femelles de Triatomes	13
1 ^o Abdomen des Triatomes.....	14
2 ^o Segments terminaux de l'abdomen des Nymphes	16
3 ^o Armature génitale femelle.....	22
CHAPITRE III : Armature génitale mâle	29
Loge génitale.....	34
Armature de soutien (basal plates).....	36
Organe copulateur.....	37
CHAPITRE IV : Organes génitaux femelles.....	44
Ovaires et follicules ovulaires.....	44
Utérus et vagin.....	49
Spermathèques	51
Glande accessoire.....	54
CHAPITRE V : Organes génitaux mâles.....	58
Les glandes accessoires des organes génitaux mâles	59
La terminaison des canaux génitaux. Canal éjaculateur	62
CHAPITRE VI : Morphologie de l'Œuf des Triatomes.....	65
<i>Rhodnius prolixus</i>	69
<i>Triatoma rubrovaria</i>	71
— <i>vitticeps</i>	72
— <i>chagasi</i>	74
— <i>sordida</i>	74
— <i>dimidiata</i>	75
— <i>infestans</i>	75
— <i>megista</i>	76
— <i>protracta</i>	76

II. — Partie expérimentale

CHAPITRE VII : Technique d'élevage.....	81
CHAPITRE VIII : Accouplement et fécondation	85
Mécanisme, durée	85
Influence de l'espace.....	86
— de la température.....	87
Durée de la période de fertilisation	88
Influence de la nutrition sur l'accouplement et la fécondation.....	88
Durée de la fertilité des femelles après un seul accouplement.....	91
CHAPITRE IX : Ponte des triatomes.....	95
Début de la ponte.....	95
Nombre d'œufs pondus	98
Intensité journalière de la ponte.....	102
Rythme de ponte.....	103
Période d'activité génitale des femelles.....	110
Ponte des femelles non fécondées.....	119
CHAPITRE X : Développement de l'Œuf à température constante... ..	121
Seuil du développement.....	121
Constante thermique.....	124
Développement des œufs de Triatomes à tempé- rature constante.....	125
Optimum thermique.....	128
Ecllosion successive des Œufs.....	129
CHAPITRE XI : L'éclosion	130
Mue embryonnaire.....	132
Origine de la mue embryonnaire.....	134
Membrane interne de l'Œuf.....	136
APPENDICE : Les coaptations alaires chez les Triatomes.....	138
Coaptations alaires chez les hémiptères.....	139
Coaptations entre les ailes et le thorax chez les triatomes	141
Coaptations des ailes entre elles.....	144
— entre les hémélytres et les ailes.....	144
Importance et rôle des coaptations alaires	147
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.....	149
BIBLIOGRAPHIE.....	153

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Cycle évolutif et Biologie des Schistosomum

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 2 Mai 1935.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

Published in France.